Enteroxenos östergreni, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode.

Von

Kristine Bonnevie,
Conservator an der Universität Christiania.

Hierzu Tafel 37—41 und 6 Textfiguren.

Einleitung.

Der in der vorliegenden Abhandlung beschriebene Parasit *Enteroxenos östergreni* ist eine neue Art der in Holothurien lebenden entoparasitischen Gastropoden. Er findet sich in der Leibeshöhle bei *Stichopus tremulus*, mit dem einen Ende an der Darmwand dieses Thieres befestigt.

Er wurde zum ersten Mal von Herrn Hjalmar Östergren beobachtet, der im Sommer 1896 bei einem Aufenthalt an der biologischen Station in Bergen eine Revision der Holothurien Norwegens vorgenommen hat.

Im Sommer 1897 kam Herrn Dr. Johan Hjort bei einer Untersuchung über *Stichopus tremulus* an der biologischen Station in Dróbak derselbe Parasit zu Gesicht.

Unabhängig von einander gelangten beide Forscher durch eine vorläufige Untersuchung der Eier und Larven im Innern des Parasiten zu dem Resultat, dass dieser ein Gastropode sei. Aber wegen verschiedener hindernder Umstände hatte keiner von ihnen die Gelegenheit, auf eine weitere Untersuchung dieses eigenthümlichen Parasiten einzugehen; dagegen haben sie in den folgenden Sommern, jeder für sich, ein grosses Material dieser Gastropodenart gesammelt.

Herr Dr. Hjort hatte hierzu reiche Gelegenheit während seiner Fischereiuntersuchungen im Kristianiafjord und an der Westküste Norwegens, und seine Sammlung war auch besonders werthvoll, da sie nicht allein eine grosse Menge geschlechtsreifer Thiere, sondern auch eine ansehnliche Reihe von Exemplaren in den verschiedenen Stadien enthielt,

welche sowohl ihren embryonalen als auch ihren postembryonalen Entwicklungsgang klar darstellen.

Doch musste Herr Dr. HJORT in Folge zu grosser anderweitiger Inanspruchnahme auf eine Bearbeitung seines interessanten Materials selbst verzichten und bat in Folge dessen mich um die Uebernahme derselben — ein Anerbieten, das ich mit grösster Freude und Bereitwilligkeit annahm und für welches ich auch an dieser Stelle Herrn Dr. HJORT meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Ausser dem erwähnten Material stand mir auch eine Partie Larvenstadien zur Verfügung, die Herr ÖSTERGREN die Güte hatte mir zu überlassen, für welche Liebenswürdigkeit ich bei dieser Gelegenheit mir erlaube ihm bestens zu danken.

Meine Untersuchungen, die ich im Herbst 1899 angefangen hatte, waren im September 1900 in so weit vollendet, als das vorhandene Material eine vollständige Untersuchung gestattete; es war aber leider nicht auf allen Punkten zureichend, und die Entscheidung einzelner interessanter Fragen muss ich daher offen lassen, bis ich einmal die Gelegenheit habe, mit frischem Material die Untersuchung zu wiederholen.

Als ich mich vor der Veröffentlichung dieser Abhandlung eine Zeit in Würzburg aufhielt, war Herr Professor BOVERI so liebenswürdig, mein Manuscript durchzulesen, und ich erlaube mir, auch an dieser Stelle ihm meinen besten Dank sowohl dafür als auch für seine werthvollen Bemerkungen und Rathschläge auszusprechen.

Capitel I.

Der Bau des geschlechtsreifen *Enteroxenos*.

Wie schon erwähnt, findet sich der *Enteroxenos östergreni* in der Leibeshöhle bei *Stichopus tremulus*. Oeffnet man diese durch einen Schnitt parallel zur Längsaxe der Holothurien, so zeigen sich die Parasiten als lange, wurmförmige Säcke von weisser oder gelblicher Farbe, die theils an der Darmwand befestigt sind, theils auch in der Leibeshöhle frei liegend vorkommen. Bei einer Untersuchung grosser Mengen von *Stichopus tremulus* tritt dieser Parasit durchschnittlich nur bei jedem zehnten Exemplar auf, aber dafür kommt nicht selten eine beträchtliche Anzahl von Individuen des *Enteroxenos* in ein und demselben Wirthsthier vor, so dass die Menge der Parasiten bis zu 75 Proc. der eingesammelten Holothurien steigen kann[1]).

1) In Bergen fand ich z. B. diesen Sommer bei 19 *Stichopus*-Exemplaren im Ganzen 13 Individuen des *Enteroxenos*.

Ihre glatte Oberfläche weist keine sichtbare Oeffnung auf (Taf. 37, Fig. 1—5). Die Länge ist sehr verschieden, und gewöhnlich liegen nur die grössten (10—15 cm lang) frei in der Leibeshöhle, während die kleinern an der Darmwand haften, und zwar pflegt diese Befestigung um so kräftiger zu sein, je kleiner der Parasit ist. Auffallend ist auch, dass die Parasiten sich nie gleichmässig über die ganze Darmwand des Wirthes vertheilen, sondern vorzugsweise an dem Vorderende des Darmes festsitzen, also an dem Theil, welcher zurückbleibt, wenn der ganze übrige Darmcanal ausgeworfen wird, was bekanntlich in Folge einer jeden grössern Irritation der Holothurien geschieht.

Nur ausnahmsweise stösst man auf *Enteroxenos*, die an andern Partien der Wände der Leibeshöhle befestigt sind, z. B. an der Kloake, an den Wasserlungen und am Eileiter.

Was die äussere Gestalt des *Enteroxenos* betrifft, so ändert sie sich mit der Grösse des Thiers. Die eben geschlechtsreifen Individuen besitzen eine Länge von 6—8 cm bei einem durchschnittlichen Querschnitt von 4—5 mm. Die Oberfläche ist glatt, weiss und undurchsichtig, der Körper rund, ohne wesentliche Unregelmässigkeiten, sein hinteres Ende etwas schmäler werdend und gleichförmig abgerundet, während nach vorn der Querschnitt des Körpers unverändert bleibt, bis er in geringer Entfernung vom Vorderende plötzlich so sehr abnimmt, dass das Thier durch einen dünnen, 1—2 mm langen Stiel an dem Darm der Holothurien befestigt ist.

Mit dem Wachsthum des Parasiten wird dieser Stiel immer länger und dünner, die Verbindung mit der Holothurie also eine immer schwächere, während gleichzeitig die Oberfläche des Parasiten mehr Unregelmässigkeiten aufweist. Es bilden sich oft stark aufgetriebene Partien, deren Hautbedeckung dünn und durchsichtig oder jeden Falls durchscheinend ist und welche durch schmälere cylindrische Theile von einer dicht weissen oder gelblichen Farbe mit einander verbunden sind. Diese blasenförmigen Anschwellungen treten ganz unregelmässig auf und werden durch localisirte Muskelcontractionen des Thiers verursacht. Indem sich nämlich das Thier an verschiedenen Stellen contrahirt, werden die zwischenliegenden Partien stark ausgedehnt, weil sie die ganze Menge der Körpersäfte in sich aufnehmen müssen.

Bei dem lebenden *Enteroxenos* beobachtet man, wie diese Blasen theils verschoben werden, theils eine Aenderung ihrer Spannung erfahren, je nachdem die Contraction der zwischenliegenden Partien variirt.

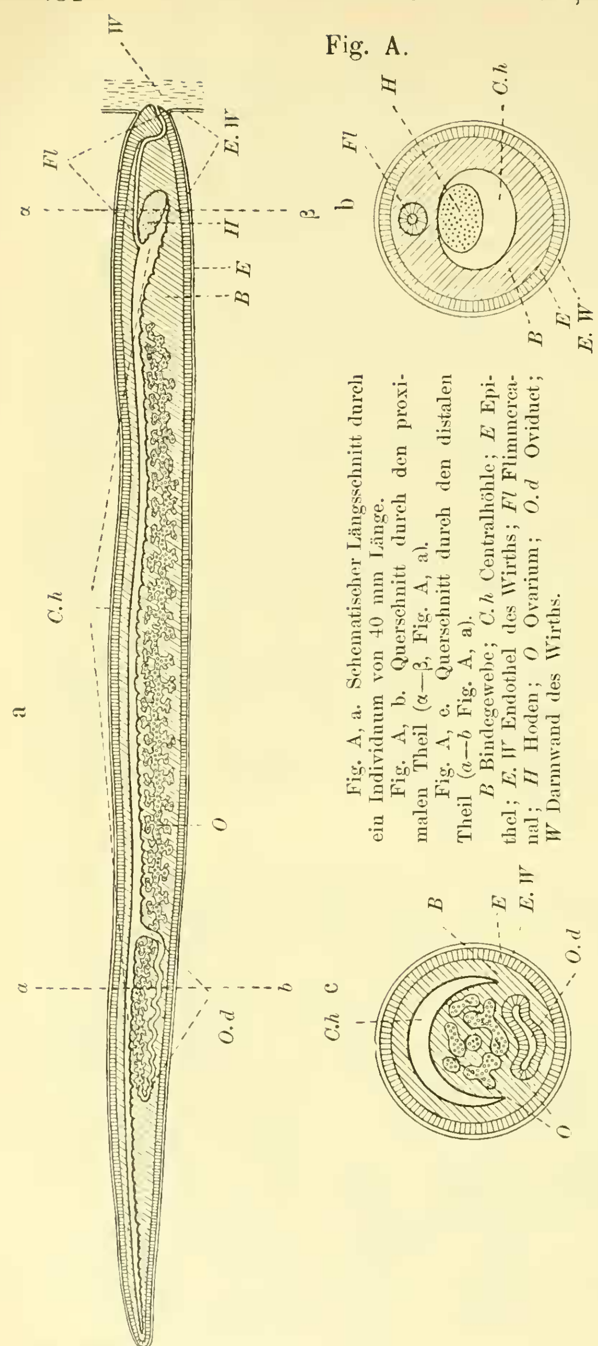


Fig. A, a. Schematischer Längsschnitt durch ein Individuum von 40 mm Länge.
Fig. A, b. Querschnitt durch den proximalen Theil (α—β, Fig. A, a).
Fig. A, c. Querschnitt durch den distalen Theil (a—b Fig. A, a).
B Bindegewebe; *C.h* Centralhöhle; *E* Epithel; *E.W* Endothel des Wirths; *Fl* Flimmercanal; *H* Hoden; *O* Ovarium; *O.d* Oviduct; *W* Darmwand des Wirths.

Alle Aenderungen vollziehen sich sehr langsam, fast unmerkbar, wie auch die übrigen Lebensäusserungen des Thiers, die in schwachen Krümmungen oder in einem langsamen Heben oder Senken der äussersten Enden bestehen.

Die Anatomie der erwachsenen Thiere [1]) ist sehr einfach. Man findet in ihrem Innern ein grosses Lumen, (die „Centralhöhle“), welches sich vom distalen, abgerundeten Ende des Thiers an proximalwärts bis in die Nähe der Festheftungsstelle erstreckt. Der proximale Theil des Parasiten erscheint bei einer makroskopischen Untersuchung compact; beobachtet man aber Schnittserien, so findet man ihn von einem engen, excentrisch, aber parallel zur Längsaxe verlaufenden „Flimmercanal“ durchzogen.

Dieser Canal mündet am festgehefteten Ende des Thiers an der Oberfläche und endigt andrerseits in der schon erwähnten innern Höhle. Ausser diesem Canal, der bei den grössten Indivi-

1) Der leichtern Orientirung wegen werde ich bei der folgenden Beschreibung der Anatomie des *Enteroxenos* immer eine Lage des

duen (15 cm lang) nur eine Länge von 5 mm erreicht, sind bei diesem Schmarotzer keine andern Organe nachweisbar als der hermaphroditische Generationsapparat. — Das Ovarium stellt sich dar als ein langes Rohr, welches sich in vielfachen Krümmungen, überall mit kurzen Ausbuchtungen versehen, zwischen der Centralhöhle und der äussern Wand ausbreitet. Das Rohr, welches blind beginnt, erstreckt sich an der untern Seite des Thiers entlang bis in die Nähe des distalen Endes. Hier biegt das Ovarium wieder proximalwärts um und geht bald in einen stark gekrümmten, aber nicht verzweigten Oviduct über. Dieser mündet etwa an der Grenze des zweiten und dritten Drittels in die Centralhöhle ein.

Der Hoden befindet sich im proximalen Theil des innern Hohlraums, parallel zur Längsaxe des Individuums verlaufend. Seine Länge beträgt 2—3 mm, und er ist von einer ausserordentlich dünnen und weichen Haut bekleidet, an welcher keine Oeffnung sichtbar ist. Seine Producte werden, wie die des Ovariums, in die Centralhöhle des Thiers entleert.

Bei Individuen von 6—8 cm Länge sind die Genitalorgane am stärksten entwickelt, da sie hier gerade vor ihrer Entleerung stehen.

Die Ovarialregion ist zu dieser Zeit stark angeschwollen und presst die Centralhöhle fast ganz zusammen, so dass diese bei einem Querschnitt das Bild eines ganz schmalen, halbmondförmigen Zwischenraums zwischen der stark verdickten Ovarialwand einerseits und dem dünnen Ueberzug andrerseits darbietet (s. Fig. A, c).

Zu derselben Zeit zeigt sich auch die dünne Haut der Hoden stramm ausgespannt und ihr Lumen mit reifen Spermatozoen gefüllt. Eier und Spermatozoen werden ungefähr gleichzeitig entleert. Doch findet man auch zuweilen Individuen, bei denen die Centralhöhle mit noch unbefruchteten Eiern ausgefüllt ist, während andrerseits, wenn auch selten, der Fall vorkommt, dass die Spermatozoen sich schon frei in der Centralhöhle bewegen, während die Eier sich noch im Ovarium befinden.

Die Befruchtung geht also in der Centralhöhle vor sich, und bei den ältern Parasiten wird man diese immer voll Eier oder Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien vorfinden, während das Ovarium

---

Parasiten, wie Fig. A sie darstellt, voraussetzen, und wenn ich von „proximal“ und „distal“, „oben“ und „unten“ spreche, sind die Bezeichnungen auf diese Figur zu beziehen.

nach der Entleerung geschrumpft ist und nur wie eine kaum sichtbare Verdickung an der einen Seite der Centralhöhle zum Vorschein kommt.

Eier und Larven treten nicht frei in der Centralhöhle auf, sondern sie sind durch dünne Schleimhüllen zu Kugeln gruppirt, von denen jede eine grosse Anzahl Eier enthält (40—60), während diese Kugeln ihrerseits alle in einer schleimigen Masse eingebettet liegen, welche sie zu einer langen, ununterbrochenen Schnur (von 2—3 mm Querschnitt) verbindet. Diese letztere füllt in vielfachen Windungen entweder die ganze Centralhöhle aus oder auch nur die eventuell vorhandenen Auftreibungen derselben.

Bevor ich jetzt zur Darstellung des histologischen Baues des *Enteroxenos* übergehe, will ich im voraus bemerken, dass mein Material keine ganz befriedigende Behandlung dieses Abschnitts erlaubt. Speciell ist das, was ich in Betreff der Structur der einzelnen Zellen mittheilen kann, nur mangelhaft.

Bei einer Betrachtung der Histologie des *Enteroxenos* wird es zweckmäßig sein, folgende Eintheilung zu machen: äusserer Ueberzug, Auskleidung der Centralhöhle, Flimmercanal, Generationsorgane und Bindegewebe.

a) Der äussere Ueberzug (Taf. 37, Fig. 8 u. 9) zeigt sich bei dem vollständig ausgewachsenen Individuum aus 3 wesentlich verschiedenen Schichten zusammengesetzt, und bei einer genauern Untersuchung sieht man — wie unten gezeigt werden soll —, dass von diesen 3 Schichten nur die 2 innern dem Parasiten angehören, während die äusserste in gewissen Gewebselementen des Wirthsthiers ihren Ursprung hat, — dass also der Parasit über seine ganze Oberfläche hin noch von einem dem Wirth angehörigen Ueberzug bekleidet ist.

Wenn ich bei der Beschreibung der histologischen Verhältnisse des *Enteroxenos* auch diesen Ueberzug mit in dieselbe hineinziehe, so geschieht dies aus dem Grunde, weil man ihn bei jeder Untersuchung des Parasiten antreffen wird und weil er so innig mit dessen eigentlicher Haut verschmolzen ist, dass man bei einer Nichtkenntniss der Ontogenie des *Enteroxenos* sicherlich zu der Ansicht kommen müsste, dass auch die äusserste Zellenschicht einen Bestandtheil des Parasiten bilde.

Ich gehe nun zu der nähern Beschreibung der erwähnten Zellenschichten über, indem ich dieselben von innen nach aussen betrachten werde.

1) Zu innerst tritt uns die Musculatur der Haut entgegen, eine gut entwickelte Ringmuskelschicht (Taf. 37, Fig. 9 *M*), und unter dieser trifft man auch auf längs verlaufende Fasern, deren Natur nicht genau zu bestimmen ist. Diese beiden Gebilde sind Mesodermbildungen und erreichen ihre volle Entwicklung erst, nachdem der Parasit zur Geschlechtsreife gelangt ist.

2) Die mittlere, aus hohen Epithelzellen bestehende Schicht bildet den wesentlichsten Bestandtheil der Haut. Die Zellen, welche mit ihrer Basis der Ringmuskelschicht aufliegen, sind von etwas verschiedener Höhe, indem sowohl beim einzelnen Individuum in der Nähe des proximalen Endes des Thiers die Schicht höher wird, als auch die Höhe überhaupt mit dem Alter des Parasiten sich ändert, da die Zellenschicht bei jungen Exemplaren eine verhältnissmässig weit bedeutendere Mächtigkeit aufweist als bei den ältern Thieren.

Die Zellen dieses Epithels gehören zwei wesentlich verschiedenen Typen an. Die meisten sind hoch und cylindrisch, mit Kernen ungefähr in der halben Höhe der Zellen. Gegen den vordern Theil des Thiers (Taf. 37, Fig. 6 u. 7) sind diese Zellen stark verlängert, und einzelne von ihnen senden hier kürzere und längere Ausläufer in die ausserhalb gelegenen Gewebe hinein; aber sonst ist die Oberfläche dieses Epithels ziemlich gleichförmig und von dem ausserhalb gelegenen scharf abgegrenzt.

Zwischen diesen cylindrischen Zellen sind gleichmässig vertheilt (Taf. 37, Fig. 8 *K*) eine Reihe grosser, keulenförmiger Zellen eingeschaltet, die aber nicht bis an die Oberfläche der Epithelschicht heranreichen; sie sind in der Regel an der Basis ganz schmal, während sie sich nach oben zu stark erweitern, indem sie die sie einschliessenden Zellen zur Seite drücken. Ihre Kerne sind auffallend gross, und in ihrem Protoplasma kommt oft eine tropfenähnliche Ansammlung (Fig. 8 *T*) eines stark lichtbrechenden Stoffs zum Vorschein, welche die Grösse der Kerne in den Cylinderzellen erreichen kann und derer Lage innerhalb der Zelle eine beliebige ist, indem sie bald in deren peripherem Theil auftritt, bald unten in den engen Hals an der Zellenbasis zu liegen kommt.

Die Bedeutung dieser keulenförmigen Zellen kenne ich nicht. Ihrer Gestalt nach erinnern sie oft an Drüsenzellen, besitzen aber gar keine Ausfuhröffnung. Die tropfenähnlichen Bildungen in ihrem Protoplasma können bei einzelnen Individuen stark verbreitet gefunden werden, indem man bei ihnen fast in jeder einzelnen Zelle auf eine

solche stösst, während sie andrerseits bei andern Individuen gar nicht vorkommen [1]).

Anscheinend ist ihre Existenz von dem Alter der Individuen abhängig, indem ich sie nur bei mittelgrossen Parasiten vorfand — ungefähr bei Geschlechtsreife des Thiers —, während ich sie bei den jüngsten Individuen niemals und bei den ältesten nur selten gesehen habe.

Alle meine Präparate von diesen ältesten Individuen, in deren Innern mehr oder weniger entwickelte Larven gefunden wurden, lassen erkennen, dass die Epithelschicht hier in Verfall gerathen ist, indem besonders an ihrer Basis eine Menge von Vacuolen in und zwischen den verschiedenen Zellen gebildet sind. Anfangs legte ich diesem Umstand keine Bedeutung bei, weil ich glaubte, dass er der mangelhaften Conservirung des Materials zuzuschreiben sei; aber als ich das Schicksal einiger lebenden Parasiten verfolgte, nachdem sie ihr Wirthsthier verlassen hatten, gelangte ich zur Ueberzeugung, dass die Degeneration des Epithels bei den erwachsenen Parasiten in Wirklichkeit eine physiologische Erscheinung sei.

Ich brachte nämlich die erwähnten Exemplare des *Enteroxenos* sofort in ein Gefäss mit frischem Seewasser, wobei ihre Contractionen und Bewegungen mir die Gewissheit gaben, dass sie noch am Leben waren; aber bei der leichtesten Berührung ihrer Oberfläche theilte sich die Haut in 2 Schichten, indem die äussere sich immer mehr von der unterliegenden loslöste, schliesslich als ein zusammenhängender, weiter Mantel um den wurmförmigen Parasiten liegen blieb und von dessen Contractionen ferner nicht mehr beeinflusst wurde. Bei näherer Untersuchung stellte sich dann heraus, dass diese Spaltung der Haut gerade an der Basis der hohen Epithelzellen eintritt, so dass die durch diese Zellen gebildete Schicht und die unten erwähnte, ausserhalb liegende wegfallen, während die zuerst beschriebene Ringmuskelschicht noch eine zusammenhängende, wenn auch sehr dünne, Haut um die innern Organe bildet.

3) Ausserhalb des eben geschilderten mächtigen Cylinderepithels und dieses überziehend findet sich nun, wie oben erwähnt, noch eine Zellenschicht, die bei näherer Beobachtung als aus 2 Lagen zusammengesetzt erscheint und die eigentlich, wie schon hervorgehoben, nicht dem Parasiten, sondern seinem Wirth angehört. Schon bei oberfläch-

1) Diese Zellen zeigen in Form und Lage eine gewisse Aehnlichkeit mit den Kolbenzellen bei *Petromyzon*; doch kann ich nicht behaupten, dass auch ihre Function eine ähnliche sei.

licher Betrachtung zeigt sie eine ganz andere Natur als alle übrigen Gewebselemente des *Enteroxenos*, indem die Zellen und Kerne in dieser Schicht, im Gegensatz zu denen der 2 innern Schichten des Parasiten, sehr klein sind und auf wesentlich andere Weise als letztere durch die von mir angewandten Färbemittel beeinflusst wurden[1]).

Ich habe erwähnt, dass in Wirklichkeit diese Schicht aus 2 getrennten Lagen besteht, wenn man auch durch eine Untersuchung älterer Individuen (Taf. 37, Fig. 9. *A. h*) beide nur sehr schwer aus einander halten kann. Vor der Geschlechtsreife jedoch ist die Unterscheidung beider Lagen sehr deutlich zu erkennen (Fig. 8, *E.W* u. *B.W*), da die äussern der kleinen Zellen, aus denen die ganze Schicht gebildet wird, epithelartig, radiär zur Längsaxe des Thiers angeordnet sind, während die innern Zellen in ihrer grössten Ausdehnung parallel zur Längsaxe liegen. In einem spätern Capitel (S. 751) komme ich auf den Ursprung dieser beiden Zellenschichten zurück, und es wird dann auch klar hervorgehen, dass dieser äusserste aus 2 verschiedenen Lagen bestehende Ueberzug des Parasiten ursprünglich nicht diesem, sondern dem Wirthsthier angehört.

b) Wir gehen nun zur Betrachtung der Auskleidung der Centralhöhle über (Taf. 40, Fig. 47, 48 u. 50 *E.C*). Diese stellt sich überall dar als einschichtiges Epithel, das meist cubische Zellen aufweist, die sich jedoch an einzelnen Stellen zu cylindrischen erheben. Als solche Stellen sind zu nennen die Partien um die Ausmündung des Flimmercanals und diejenige des Oviducts und zum Theil auch die Seite der Centralhöhlenwand, die gegen das Ovarium gekehrt ist. Aber auch an diesen Stellen ist das Epithel der Centralhöhle bedeutend niedriger als das der Haut. Um die Ausmündung des Oviducts herum sind die Zellen stark flimmernd, und man findet hier auch zerstreute Schleimdrüsenzellen vor, aber in dem Maasse, in dem man sich von dieser Stelle entfernt, nimmt das Epithel wieder sein indifferentes Aussehen an. Es ist wohl möglich, dass Flimmerzellen auch an andern Stellen der Centralhöhlenauskleidung vorkommen und dass meine in dieser Hinsicht negativen Resultate vielleicht auch einer mangelhaften Conservirung des Materials zuzuschreiben sind.

---

1) Mit Delafield's Hämatoxylin, Säurefuchsin und Pikrinsäure färbt sich z. B. diese äusserste Zellenschicht bläulich, wobei die Kerne fast schwarz erscheinen, während das innerhalb liegende Gewebe eine bräunliche Färbung annimmt und die darin liegenden Kerne kaum sichtbar werden.

c) Der Flimmercanal (Taf. 37, Fig. 10). Er verläuft als ein enger, vollständig einförmiger Canal zwischen dem proximalen Ende des Thiers und der Centralhöhle und ist überall von einer einzigen Schicht stark flimmernder Epithelzellen ausgekleidet.

Drüsenzellen kamen mir keine zu Gesicht.

Mit der Degeneration des vordern Theils des Parasiten (s. oben S. 733) degenerirt auch der Flimmercanal, und seine Rolle ist in dem Augenblick, in dem die Verbindung zwischem dem Parasiten und der Darmwand des Wirths aufgehoben wird, wohl vollständig ausgespielt.

d) Die Histologie der Generationsorgane lässt sich am besten während deren Entwicklung studiren, weil dieselben bei geschlechtsreifen Individuen ganz mit Eiern und Sperma ausgefüllt sind und ihre Epithelien in Folge der Anschwellung stark reducirt erscheinen. Bezüglich des Baues der Hoden und des Ovariums verweise ich auf das Capitel über die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos* (S. 748) und schildere hier bloss kurz den Zustand beider Generationsapparate zur Zeit der Geschlechtsreife des Parasiten.

Das Ovarium ist in diesem Zeitpunkt stark angeschwollen und vielfach verzweigt, überall mit den grossen Eizellen angefüllt, die noch epithelartig den Wänden des Rohrs entlang angeordnet liegen (Taf. 39, Fig. 43—45). Ihr Protoplasma ist mit einer grossen Menge Dotterkörnchen ausgestattet, die theils runde, theils eckige oder oval zugespitzte Form besitzen; der Kern ist gross, rund, mit netzförmig verbreiteter Chromatinsubstanz. Der Oviduct wird von einer Schicht hoher Zellen begrenzt, von welchen bei der Geschlechtsreife des Individuums die meisten an einer lebhaften Schleimsecretion betheiligt sind, während zwischen diesen Drüsenzellen einzelne Stützzellen zu sehen sind. Gegen die Ausmündung hin geht nach und nach das Drüsenepithel in Flimmerepithel über, das sich, wie früher erwähnt, auch an der Wand der Centralhöhle fortsetzt (Taf. 39, Fig. 10).

Der Hoden erscheint bei der Geschlechtsreife des Parasiten als eine Ansammlung unregelmässig gebildeter Blasen, deren Lumina in gegenseitiger Verbindung stehen und welche alle prall mit Spermatozoen angefüllt sind (Taf. 41, Fig. 59).

Die Wände dieser Blasen werden aus sehr dünnen Häutchen gebildet, deren wesentlichsten Bestandtheil ein einschichtiges, cubisches Epithel ausmacht, von einer ziemlich lockern Zusammensetzung. Dieses Epithel, welches nach innen von einer sehr dünnen Basalmembran begrenzt wird, weist mit den Spermazellen im Innern

der Blasen gar keinen Zusammenhang auf; dagegen erscheint, freilich nur an einzelnen Stellen, die nach innen gekehrte Fläche der Basalmembran von einer zusammenhängenden Zellenschicht überzogen. Diese Zellen sind als plattenförmiges Epithel angeordnet und als die Ueberbleibsel von dem innern Epithel der Hoden zu betrachten (vergleiche den Abschnitt von der Entwicklung der Hoden S. 756).

Im Innern der Hoden findet man lose Zellen, die sich in den verschiedensten Stadien der Spermatogenese (Taf. 41, Fig. 59 u. 60) befinden.

Die vollständig entwickelten Spermatozoen sind nadelförmig und mit einem Schwanz, der ca. 2mal die Länge des Kopfes misst, versehen. Dieser letztere, welcher ganz von dem Kern angefüllt ist, zeigt hinten seinen grössten Querschnitt und spitzt sich nach vorn conisch zu, während das Protoplasma gerade hinter dem Kern eingeschnürt wird und den fadenförmigen Schwanz bildet.

Da, wie früher erwähnt, der Hoden keine Ausfuhröffnung besitzt, müssen die Spermatozoen, um in die Centralhöhle, wo die Befruchtung stattfindet, zu gelangen, durch die dünne Haut, welche die Wand der Blasen bildet, hindurchdringen. Ob sie dieses Durchbrechen vereinzelt bewerkstelligen, ob also ein jedes Spermatozoon einzeln im Stande ist, durch die Blasenwand hindurch zu wandern, oder ob die dünne Haut erst in Folge des von innen aus ausgeübten Druckes platzt und die Spermatozoen durch den auf diese Weise entstandenen Riss sich einen Weg in die Centralhöhle bahnen, konnte ich nicht entscheiden. Doch deuten manche Umstände darauf, dass das Erstere der Fall ist. So bemerkte ich z. B. an Schnittpräparaten Spermatozoen zwischen den Zellen des Hodenepithels sowie ausserhalb des Hodens in der Centralhöhle, ohne eine Oeffnung in den Hodenwänden constatiren zu können. Und wenn man auch in Folge der vielleicht etwas mangelhaften Conservirung keine ganz zuverlässigen Schlüsse aus dem erwähnten Fund ziehen kann, so findet doch diese Auffassung eine Stütze in dem Factum, dass die in den Hoden vorkommenden Spermatozoen in allen möglichen Entwicklungsstadien sich befinden. Denn dieser Umstand deutet ja darauf, dass die Spermatozoen auch zu verschiedenen Zeiten entleert werden können, was nicht der Fall wäre, wenn die Hodenwand zerplatzen müsste, um ihnen den Durchgang zu verschaffen. Weiter begünstigt eben der lockere Bau des Hodenepithels und der reducirte Zustand der Basalmembran bei dem geschlechtsreifen Parasiten die Möglichkeit einer activen Durchwanderung der einzelnen Spermatozoen durch die Hodenwand in die Centralhöhle.

e) Das Bindegewebe (Taf. 37, Fig. 9 u. 10 *B*), welches überall den Raum zwischen der äussern Haut und den Wänden der Centralhöhle ausfüllt und die hier gelegenen Organe, Flimmercanal und Ovarium, umgiebt, ist von eigenthümlicher Structur und zeichnet sich besonders durch seinen geringen Gehalt an Intercellularsubstanz aus. Seine Zellen gruppiren sich, wie Saiten geordnet, um scheinbar steife Axen; diese structurlosen Axen innerhalb jeder einzelnen Saite bilden die einzige Spur von Intercellularsubstanz im Bindegewebe des *Enteroxenos*, und die verschiedenen Saiten, die bei einem vollständig unregelmässigen Verlauf oft in einander übergehen, bilden auf diese Weise ein grosswabiges Netzwerk zwischen Haut und Centralhöhle, in welchem die Maschen immer in der Längsrichtung des Thiers ihre grösste Ausdehnung erhalten; gegen das proximale Ende, um den Flimmercanal herum, nehmen sie stetig an Grösse ab, bis die Zellen eine vollständig compacte Masse bilden.

Ebenso bekleiden sie auch als zusammenhängende Lamellen sowohl die Haut und die Auskleidung der Centralhöhle als auch das Ovarium und den Flimmercanal.

Capitel II.

Die Embryonalentwicklung des *Enteroxenos*.

(Taf. 38.)

Die Bildung der Richtungskörper geschieht, nachdem die Eier aus dem Ovarium in die Centralhöhle entleert sind.

Fig. 13—19, Taf. 38 stellen verschiedene Stadien dieses Processes dar; man sieht die Auflösung des Kerns im unreifen Ei (Fig. 13), die Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 14 u. 15) und schliesslich (Fig. 16 u. 17), wie ein zweiter Körper von derselben Stelle der Eizelle abgeschnürt wird, während nach der Abschnürung der zuerst gebildete an Umfang zugenommen hat. Bald spaltet sich dieser letztere in zwei Theile, und nach erfolgter erster Theilung des Eies erblickt man am animalen Pole (Fig. 18) die 3 entstandenen kleinen Richtungskörper, oder dieselben lösen sich von dieser Stelle ab und verschieben sich an der Oberfläche des Eies entlang (Fig. 19).

Das Eindringen der Spermatozoen in die Eier konnte ich nicht direct beobachten.

Die Furchung des Eies, deren Anfang wir schon gesehen haben, ist so charakteristisch, dass sie sofort diesen sonderbar gebildeten Parasiten als ein ursprünglich sehr typisches Mollusk kennzeichnet.

Bei seinen zwei ersten Theilungen durch zwei auf einander senkrecht stehende Meridionalebenen wird das Ei in 4 gleich grosse Zellen getheilt, deren Kerne in die Nähe des animalen Poles zu liegen kommen (Taf. 38, Fig. 20—21).

Die dritte Theilung findet in einer Aequatorialebene statt, und ihr Resultat ist ein 8zelliges Stadium, in welchem man 4 Makromeren (ungefähr von derselben Grösse und derselben Anordnung wie die Zellen des 4zelligen Stadiums) und 4 sehr kleine, auf diesen gleichsam aufsitzende und symmetrisch um den animalen Pol geordnete Mikromeren unterscheiden kann (Fig. 22).

In diesem Stadium macht sich auch ein Unterschied in der Structur der Zellen bemerkbar, indem die Makromeren ihr ursprünglich körniges Protoplasma beibehalten, während dasjenige der Mikromeren beinahe hyalin ist und auf Färbemittel nur wenig reagirt.

Fig. 22 zeigt auch, dass die Kerne der Makromeren ihre ursprüngliche centrale Lage verändert und sich in gleicher Weise in allen 4 Zellen so verschoben haben, dass sie jetzt in der Nähe der Theilungsebenen gelegen sind.

An dieser Stelle wird nun wieder von jedem Makromer ein Mikromer abgeschnürt, von derselben Gestalt wie die der dritten Theilung, nur etwas grösser als diese. Diese neugebildeten Mikromeren liegen in symmetrischer Anordnung peripher zu den zuerst entstandenen und derart gelagert, dass sie die Grenzlinien der Makromeren decken.

Die Figg. 23—25 illustriren dieses Stadium, und in Fig. 25 kann man auch die neue Lage der Kerne der Makromeren erkennen. Bald folgt nun die dritte und letzte äquatoriale Theilung, bei welcher wiederum 4 Mikromeren von den Makromeren sich abschnüren (Fig. 26). Die Makromeren verbleiben von nun an lange in Ruhe, indem die weitere Zellenvermehrung von den Mikromeren ausgeht. (Der bessern Uebersicht wegen habe ich in den Figg. 28 und 29 die aus dem einen Makromeren stammenden Zellen numerirt, und zwar den Makromer selbst mit *1* und die Mikromeren nach der Reihenfolge ihrer Entstehung mit den Zahlen *2*, *3*, *4* u. s. w. bezeichnet.)

Fig. 26 veranschaulicht, wie die nun folgende Theilung der Zelle *2* (also eines durch die erste äquatoriale Theilung entstandenen Mikromers) vor sich geht, während in Fig. 27 dieser Process zum Abschluss gekommen ist; und nun theilen sich ungefähr zu derselben Zeit die Zellen No. *3* und *4*; durch diese Theilungen sind jetzt No. *5*, *6* und *7* gebildet. Durch eine weitere Zerlegung des Mikromers *2*

entsteht die Zelle 8, und wir haben jetzt einen Embryo vor uns, der sich aus 32 Zellen zusammensetzt.

Weiter vermochte ich die Zelltheilung detaillirt nicht zu verfolgen, weil die Vermehrung der Mikromeren nun so lebhaft vor sich geht, dass es mir unmöglich war, bestimmt den Ursprung einer jeden der neu gebildeten Zellen festzustellen.

Die Stadien der Keimblätterbildung waren in meinem Material nur mangelhaft repräsentirt; doch scheint es nach Schnittpräparaten (Fig. 30), dass die Gastrulation eine epibolische ist, indem die Mikromeren unter rasch vor sich gehender Theilung sich derart über die Oberfläche der Makromeren ausbreiten, dass sie schliesslich diese vollständig umhüllen.

Es scheint auch, dass auf diesem Stadium die Bildung einer primären Leibeshöhle anfängt, indem die Ektodermzellen während ihrer weitern Theilung sich an dem animalen Pol der Larve über die Makromeren emporheben (Fig. 30 *F.h*). Irgend eine Einstülpung, die den Urmund oder Urdarm repräsentirte, habe ich dagegen in keinem Stadium gesehen. Nach Analogie mit dem Bau anderer Molluskenlarven könnte man eine solche am vegetativen Pol erwarten, an der Stelle der Furchungskugel, an welcher die Makromeren am spätesten von den Mikromeren bedeckt werden. Aber in meinen Präparaten zeigt die Furchungskugel hier ständig eine gleichförmige Oberfläche ohne irgend eine Einbuchtung, und die Mikromeren, die auf dieser Hälfte der Kugel sehr niedrig und plattenförmig sind, legen sich als eine zusammenhängende Schicht dicht an die Makromeren an.

Die primäre Leibeshöhle beginnt sich nun stark zu erweitern, indem das Ektoderm unter fortgesetzter reger Theilung sich über die Makromeren emporhebt und anfängt, Einstülpungen zu bilden. Die Larve hat dadurch schon ihre charakteristische Gestalt erhalten und zeigt einen erweiterten Vorderkörper, der durch eine plötzliche Einschnürung in den Hinterkörper übergeht, welch letzterer mit der Dottermasse der Makromeren angefüllt ist.

Die Figg. 31 und 32 geben zwei Längsschnitte durch dieselbe Larve wieder, der eine (Fig. 32) median gelegt, der andere (Fig. 31) etwas seitlich.

Hier erscheinen die ersten Spuren der Organbildung, nämlich die Anlage zur Bildung des Vorderdarms, die als eine Ektodermeinstülpung in der Medianebene auftritt, und ausserdem an jeder Seite eine Ansammlung von Mesodermzellen, welche die Grundlage zur secundären Leibeshöhle (Pericard) bilden.

Bei der weitern Betrachtung des fernern Entwicklungsganges der Larven wird es zweckmässig sein, zunächst die Veränderungen ihrer äussern Körperform zu verfolgen.

Ich machte darauf aufmerksam, dass man schon frühzeitig einen erweiterten Vordertheil, in dessen Innerm die primäre Leibeshöhle sich ausdehnt, und einen schmalen, länglichen Hintertheil, welcher von der Dottermasse der Makromeren angefüllt wird, unterscheiden kann.

Die Trennung dieser beiden Partien wird mit der Zeit immer schärfer, indem der flimmerbedeckte Vordertheil während der Bildung der Organe an Grösse zunimmt und dabei eine unregelmässigere Form erhält, während der Hintertheil sich verschmälert und bald als dünner, etwas gebogener Stiel erscheint, der von einer feinen Schale umgeben wird.

Die oben angeführte Ektodermeinstülpung, als Anlage zum Vorderdarm, liegt dicht an der Dorsalseite der Larve, und der Theil, der ventral vor der Mundöffnung gelegen ist, repräsentirt die Anfänge der Fussbildung derselben. Die Entwicklung der Organe geht im Innern der geräumigen primären Leibeshöhle vor sich, die jedoch nicht vollständig von ihnen ausgefüllt wird, und nur der Hintertheil ist von der häutigen Schale umkleidet. Diese ist durchsichtig, weist aber an ihrer Oberfläche longitudinale Streifen auf, die sämmtlich in dem Apex ihren Ursprung haben. Die Schale ist nur in einer Ebene spiralig gewunden, und ihre dorsale Seite erscheint bei einem Längsschnitt ungefähr doppelt so lang wie die ventrale.

Hat nun die Entwicklung der innern Organe ihren Endpunkt erreicht, dann geht mit der äussern Gestalt der Larve eine plötzliche Umwandlung vor sich, indem der bisher von der Schale nicht umgebene Vordertheil sich in diese zurückzieht, wodurch das Volumen der Larve bedeutend reducirt wird und die Organe dicht an einander gedrängt werden, während sich alle Epithelien abplatten und die früher glatt ausgespannte Oberfläche stark gebuchtet wird, indem gewisse Theile sich einstülpen. (Dies ist z. B. der Fall an den Partien um den Mund und die Drüsenbildungen.)

Die ganz entwickelten Larven erscheinen entweder vollständig in die Schale eingezogen, deren Oeffnung dann von einem Operculum verschlossen wird, oder häufig in einer Lage, wie sie Fig. 36 darstellt, nämlich mit dem vordersten Theil aus der Schalenmündung hervorragend.

Während man bei der Untersuchung der frühern Larvenstadien

verhältnissmässig klare Bilder von den einzelnen Organen erhält, die sich getrennt in der Leibeshöhle finden, ist dies bei den vollständig ausgebildeten Larven leider nicht der Fall; denn ihre Schalen erschweren sowohl die Conservirung als die weitere Behandlung des Materials; und wenn man auch tadellose Präparate erhielte, so ist der Bau der kleinen Larve doch zu complicirt und ihre Organe so eng zusammengedrängt, dass man nur schwer zu einer deutlichen Vorstellung über ihre Structur und Beschaffenheit gelangen könnte.

Was nun auch die Ursache sein mag, mir ist es nicht gelungen, recht befriedigende Schnittserien durch die vollkommenen Larven zu bekommen, und ich hoffe, bei einer spätern Gelegenheit auf die Beschreibung dieses Stadiums zurückzukommen. Ich weise daher nur auf Fig. 36 hin, die ein Medianschnitt durch eine solche Larve darstellt, und gehe zu einer Beschreibung der innern Organe über, und zwar werden wir zunächst die aus dem Ektoderm gebildeten Organe betrachten, nämlich Vorderdarm, Drüsen und Otolithen.

Der Vorderdarm (Taf. 38, Fig. 32—36 *Vd*) wird, wie oben gezeigt, als eine Ektodermeinbuchtung angelegt und zwar in einem frühzeitigen Stadium der Larvenentwicklung.

Man findet ihn median, der Dorsalseite der Larve sehr nahe gelegen, und sein Epithel ist schon sehr bald mit langen Flimmerhaaren besetzt. Er erstreckt sich als blind endigender Sack nach unten gegen die Dottermasse der Makromeren hin und wächst in die Länge, während die Dottermasse gleichzeitig verbraucht wird; obgleich man in allen Stadien eine Berührung zwischen diesen beiden constatiren kann, so tritt der Durchbruch am blinden Ende des Vorderdarms doch erst in den allerletzten Stadien der Larvenentwicklung ein.

Sehr bald kommen auch die Anlagen der Drüsenbildungen zum Vorschein.

Die Entwicklung beginnt mit einer starken Verlängerung der Zellen auf der ventralen Seite des Vorderdarms (siehe Fig. 33), und die Anlage erscheint im Ganzen als eine compacte Ansammlung von Zellen mit grossen Kernen und feinkörnigem Protoplasma.

Während der spätesten Stadien der Entwicklung erscheinen diese Zellen mit einem schleimigen Secret angefüllt, während sich ihr Protoplasma nach der Tiefe zurückgezogen hat.

Diese grosse Drüse mündet, wie schon gesagt, ursprünglich an der Oberfläche der Larve, gerade unter der Mundöffnung (Fig. 33 *Dr*); aber indem die Larve sich in die Schale hineinzieht, wird auch diejenige Partie des Ektoderms, die sich um den Mund befindet, mit ein-

gestülpt, und die Drüse öffnet sich nun in die Mundhöhle der Larve, statt an der Oberfläche (Fig. 36).

Eine ähnliche, nur bedeutend kleinere Drüsenanlage trifft man (auch in der Medianebene) weiter ventralwärts an dem Fusstheil der Larve (Fig. 33 *dr*). Diese kleinere Drüse, welche in eine Versenkung mitten auf dem Fusse mündet, wird gleichzeitig mit der grossen angelegt, wie auch zur selben Zeit Secret in beiden Drüsen auftritt. Sowohl was Bau als was Färbung des Secrets anbetrifft, verhalten sich beide Drüsen ganz übereinstimmend. Ob beide als Fussdrüsen aufzufassen sind oder ob die grosse Drüse, von welcher gesagt werden kann, dass sie sich in die Mundhöhle öffnet, eine stark entwickelte Speicheldrüse darstellt, kann ich nicht entscheiden. Aber da nach der Verwandlung der Larve in einen Parasiten keine Spur von Drüsen mehr zu constatiren ist, so wird deren wesentlichste Rolle beim Eindringen in das Wirthsthier aller Wahrscheinlichkeit nach ausgespielt.

Ein Paar Otolithen wird von dem Ektoderm, jeder auf seiner Seite, von der Fussbasis abgeschnürt und von Blasen, aus einem plattenförmigen Epithel gebildet, eingeschlossen. An der Seite des Hinterkörpers entsteht auch eine eigenthümliche Ektodermbildung (Fig. 34 *S.d*) dadurch, dass die Epithelschicht an Dicke bedeutend zunimmt, während die Kerne gegen den Boden der Zellen hinabsinken.

Diese Bildung ist möglicher Weise als Schalendrüse zu erklären; dieselbe tritt nur während einer kurz begrenzten Zeit der Larvenentwicklung auf, während bei der vollständig entwickelten Larve nicht die geringste Spur von ihr mehr wahrzunehmen ist.

Die Entwicklung des Entoderms, das aus den dotterreichen Makromeren gebildet wird, geht sehr langsam vor sich. Freilich ist schon sehr früh eine beginnende Zelltheilung innerhalb der Makromeren und besonders gegen den animalen Pol hin bemerkbar, aber ein wirklich entodermaler Darm mit Lumen kann erst in den allerletzten Stadien der Larvenentwicklung unterschieden werden.

Die Figg. 33, 34 und 36 auf Taf. 38 illustriren die Entwicklung des entodermalen Theils des Darmcanals. Aber selbst in Fig. 36, welche eines der ältesten Larvenstadien aus meinem Material veranschaulicht, ist kein vollständiger Durchbruch zwischen diesem Theil und dem ektodermalen Vorderdarm erkennbar; auf der andern Seite steht der Mitteldarm noch in Verbindung mit den Ueberbleibseln der Dottermasse, die im hintern Theil des Körpers gefunden werden.

In der Tiefe der Mantelhöhle tritt uns eine Einstülpung entgegen,

die wahrscheinlich die Anlage der Analöffnung repräsentirt; aber auch hier ist kein Durchbruch festzustellen, selbst bei den ältesten von mir untersuchten Larven.

Von Mesodermbildungen haben wir schon in einem sehr frühen Stadium der Larvenentwicklung (Fig. 31 *Per*) eine Ansammlung von Zellen an jeder Seite in der primären Leibeshöhle wahrgenommen. Diese nehmen immer mehr an Umfang zu, indem sie sich parallel der Längsaxe der Larven ausdehnen. Bald bemerkt man das Auftreten eines Lumens in ihrer hintersten Partie (Fig. 34) — als erste Spur der sich bildenden secundären Leibeshöhle.

Etwas später findet man diese beiden kleinen Höhlen zu einer einzigen verbunden, indem die beiden Mesodermzellenmassen sich nach innen, gegen die Medianebene der Larve hin, ausdehnen, auf der ventralen Seite des Vorderdarms (Fig. 35); hier findet dann ein Durchbruch zwischen den Wänden der Hohlräume statt, und man hat eine secundäre Leibeshöhle vor sich, die in einem hufeisenförmigen Bogen den Vorderdarm und die grosse Drüse, welche die ventrale Seite desselben bedeckt, einschliesst. Der Hohlraum dehnt sich jedoch nie über die beiden Aeste des Bogens hinaus, sondern diese erscheinen noch lange als längliche, compacte Massen (Fig. 34 u. 35).

Ob die Entwicklung der Larve noch während ihres Aufenthalts im Mutterthier ihre Vollendung erreicht oder ob dieselbe erst, nachdem die Larve das Mutterthier verlassen hat, zu Ende geführt wird, weiss ich nicht bestimmt. Aber es ist wohl anzunehmen, dass beide Fälle eintreten können und dass es dem Zufall überlassen bleibt, in welchem Zeitpunkt das Mutterthier zerreisst und in Folge dessen die Larven ausschlüpfen können.

Capitel III.

Die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos*.

(Tafel 39 und 40.)

Oben wies ich darauf hin, dass man bei einer Beobachtung grosser Mengen von *Stichopus tremulus* Parasiten von sehr verschiedener Grösse antreffen kann — von den grössten, 10—15 cm langen, bis zu den kleinsten, die nur einen Bruchtheil eines Millimeters messen und bloss als eine kaum sichtbare Verdickung an der Darmwand des Wirthsthiers erscheinen.

Bei einer nähern Untersuchung der Parasiten ergiebt sich, dass dem Unterschied in der Grösse auch ein Unterschied in der innern

Entwicklung entspricht, und man hat also hier die Gelegenheit, die Anlage und Entwicklung der verschiedenen Organe zu verfolgen.

Die jüngsten parasitischen Stadien des *Enteroxenos* müssen an Schnittserien durch den Darmcanal des Wirths gesucht werden, da sie auf keinen Fall an Totalpräparaten von demselben beobachtet werden können. Eine solche Untersuchung würde sehr beschwerlich fallen, wenn nicht der Umstand sehr förderlich wäre, dass die jüngsten Parasiten sehr oft gruppenweise vorkommen; man kann z. B. bei einer langen Reihe von Schnitten oft keinen einzigen Parasiten in der Darmwand finden, aber sobald man auf einen stösst, darf man fast sicher sein, auch noch andere anzutreffen — ja, man kann auf einem einzelnen Querschnitt durch den Darm 5—6 Parasiten begegnen, um weiter unten wieder vergebens nach solchen zu suchen.

Die zu einer Gruppe gehörenden Individuen besitzen alle ungefähr denselben Entwicklungsgrad, wobei aber doch immer ein kleiner Unterschied bemerkbar ist, indem einige von ihnen gewöhnlich schon aussen an der Darmwand zu spüren sind, welche dann als Wegweiser beim Suchen nach den Exemplaren der jüngsten Stadien dienen, die für das blosse Auge nicht sichtbar sind.

Fig. 37 u. 38, Taf. 39, zeigen 2 Individuen des *Enteroxenos* auf dieser ersten Stufe der postembryonalen Entwicklung. Man findet sie immer im Bindegewebe des Holothuriendarms, nahe dem Darmepithel, als ganz kleine, ungefähr kuglige Körper, die durch ihre grossen Zellen sich deutlich von den verschiedenen Bindegewebselementen des Wirthsthiers unterscheiden lassen. Oft bietet das den Parasiten einhüllende Bindegewebe ein körniges Aussehen dar (Fig. 38), und immer fand ich das Darmepithel innerhalb der Stelle, wo der Parasit sich befindet, etwas verletzt.

In diesem ersten Stadium hat, wie erwähnt, der *Enteroxenos* annähernd Kugelgestalt und besteht aus 2 Zellenschichten, die einander wie zwei concentrische Kugelflächen umschliessen. Zwischen diesen beiden Schichten befinden sich einige zerstreute Zellen, die aber auch hauptsächlich den Kugelflächen entlang angeordnet sind.

Beide Zellenschichten sind aus einem einschichtigen Epithel — cubisch bis cylindrisch — mit grossen Zellkernen zusammengesetzt und lassen keinen wesentlichen Unterschied von einander bemerken. Der Hohlraum in der innern Kugel ist Anfangs sehr klein (Taf. 39, Fig. 37), während der Raum zwischen den beiden Zellenschichten selbst verhältnissmässig gross und nur mit wenigen losen Zellen angefüllt erscheint.

Später (Fig 38) vergrössert sich die innere Kugelfläche, so dass dem entsprechend der Hohlraum in ihrem Innern auf Kosten des andern erweitert wird, wobei gleichzeitig in dem letztern eine Vermehrung der Mesodermzellen eintritt, welche sich bald als eine kleine, scharf begrenzte Mesodermzellenmasse von fast Kugelform zwischen den 2 ursprünglichen Zellenschichten bemerklich macht.

Fig. 39 stellt ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium in der postembryonalen Entwicklung des *Enteroxenos* dar. Derselbe ist jetzt bedeutend grösser, so dass er nicht allein die ganze Breite der Bindegewebsschicht einnimmt, sondern er hat auch während seines Wachsthums die Musculatur des Holothuriendarms gesprengt und einen Theil der Bindegewebsschicht und die äussere Endothelschicht vor sich hervorgedrängt, so dass die Darmwand des *Stichopus* jetzt eine Erhöhung nach der Leibeshöhle hin aufweist. Was seinen Bau betrifft, so hat der Parasit bedeutende Veränderungen erfahren, ohne dass jedoch neue Organanlagen hinzugetreten sind.

Die äussere Zellenschicht hat statt ihrer Kugelform eine mehr ovale Form angenommen; aber auch ihre Zellen, besonders die an der Seite gelegenen, die gegen das Darmepithel der Holothurien zugekehrt ist, haben eine wesentliche Veränderung erlitten. Dieselben sind jetzt sehr lang, cylindrisch oder keulenförmig, und ihre Begrenzung nach aussen gegen das Bindegewebe des Holothuriendarms bildet keine gleichförmige Fläche, indem jede einzelne Zelle sich in dieses hinausbuchtet. Auch die innere Zellenschicht hat ihren Bau bedeutend verändert. Der Hohlraum in ihrem Innern ist stark erweitert und ihre Form verwandelt, so dass sie sich jetzt auf Schnitten halbmondförmig gebogen darstellt. Auch hier ist eine Differenzirung der Zellen eingeleitet, indem die eine Seite des Hohlraums von flachen, cubischen Epithelzellen ausgekleidet ist, während das Epithel auf der andern Seite eine grössere Höhe erreicht.

Die früher geschilderte Ansammlung von Mesodermzellen, die zwischen den beiden ursprünglichen Kugelflächen zum Vorschein kam, hat sich in die Länge gezogen, giebt aber doch noch immer auf Querschnitten ein kreisförmiges Bild. Sie liegt der einen Wand des innern Hohlraums dicht an und hat während ihres Wachsthums diese Wand in das Lumen hineingedrückt, so dass der innere Hohlraum nicht mehr Kugel-, sondern Schalenform besitzt.

Die am meisten eingreifende Veränderung im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium liegt in der Ausbreitung der losen Mesodermzellen. Diese haben sich stark vermehrt und füllen den ganzen Hohl-

raum zwischen den ursprünglichen Schichten aus. Hier bildet sich nach und nach ein eigenthümliches Bindegewebe, in welchem die Intercellularsubstanz sich nur sehr wenig geltend macht, während die länglichen Zellen ein grobmaschiges Netz bilden und ausserdem wie zusammenhängende Lamellen den epithelartig geordneten Zellenschichten folgen.

Fig. 40 giebt den Parasiten in etwas weiter vorgeschrittener Entwicklung wieder. Man sieht hier deutlich den *Enteroxenos* aussen an der Darmwand als ein Anhängsel von ca. 0,5 mm Länge. Auch sein Inneres weist eine veränderte Bildung auf.

Der innere Hohlraum besteht hier aus zwei verschiedenen Theilen, indem von dem einen Ende desselben (an der gegen das Darmlumen des Wirths gekehrten Seite) ein schmaler, blind endigender Canal ausgeht und sich in der Richtung nach der äussern Epithelschicht erstreckt.

Die weitere Entwicklung beweist, dass dieser Canal die erste Anlage zum „Flimmercanal" des Parasiten repräsentirt, während der andere, grössere Theil des Lumens unverändert bleibt und den grossen innern Hohlraum darstellt, der oben als die „Centralhöhle" bezeichnet wurde.

Hier, wie auch in allen folgenden Entwicklungsstadien tritt der *Enteroxenos* von dem Entothel der Holothuriendarmwand und innerhalb desselben auch von einer dünnen Bindegewebsschicht bedeckt auf. Dieser Umstand böte nichts Auffallendes, wenn wir diese Erscheinung nur bei ganz kleinen Parasiten vorfänden. Aber seine Wichtigkeit wird grösser, wenn wir bemerken, dass auch die geschlechtsreifen, ja, die grössten von diesen, welche als gewaltige Anhängsel an der Darmwand die Leibeshöhle der Holothurien ausfüllen, in zusammenhängende Schichten von Epithel und Bindegewebe des Wirths eingehüllt sind.

Lange fiel es mir schwer, zu glauben, dass dies wirklich der Fall sei, aber eine genaue Untersuchung sämmtlicher Stadien lieferte mir den Beweis, dass immer eine organische Verbindung zwischen der äussersten Hautschicht des Parasiten auf der einen und dem Bindegewebe und Endothel des Holothuriendarms auf der andern Seite besteht, und dass, solange diese Verbindung besteht, die erwähnten Zellenschichten gleichzeitig mit dem Parasiten wachsen, während sie bald dem Verfall anheimfallen, sobald dieser innige Zusammenhang

zwischen der Darmwand des Wirths und dem Parasiten gelöst ist (was, wie ich schon mittheilte, bei den grössten Parasiten der Fall ist).

In diesem Verhalten findet man auch die Erklärung der eigenthümlichen Zusammensetzung der Haut des Parasiten (s. S. 739), indem nur die innere hohe Epithelzellenschicht diesem letztern angehört, während das Wirthsthier die beiden äussern Schichten mit niedrigen Zellen und kleinen Kernen liefert — Zellen, die sowohl bezüglich des Aussehens als auch der Färbung sich von den übrigen Gewebselementen des Parasiten auffallend unterscheiden.

Taf. 37, Fig. 6—9 charakterisirt deutlich dieses Verhältniss. Fig. 8 zeigt eine typische Hautschicht eines eben geschlechtsreifen Parasiten, und hier sind deutlich die zwei verschiedenartigen Bestandtheile, aus welchen sich diese zusammensetzt, sichtbar. Fig. 6 stellt die Verbindung zwischen einem eben geschlechtsreifen Parasiten und dem Holothuriendarm dar, und Fig. 7 bei starker Vergrösserung einen kleinen Theil der Fig. 6. Diese 3 Abbildungen veranschaulichen deutlich, dass Bindegewebe und Endothel des Wirths sich in den Parasiten hinüber fortsetzen.

Fig. 41 auf Tafel 39 zeigt einen Parasiten von 1 mm Länge. Der Flimmercanal ist hier weiter entwickelt und zeigt nun seinen charakteristischen Verlauf (s. Fig. A, S. 734), parallel zur Längsaxe des Thiers, aber excentrisch gelegen, so dass die Ausmündung nicht in den vordersten Theil der Centralhöhle stattfindet, sondern etwas weiter oben, an ihrer convexen Seite. Der proximale Theil des Flimmercanals, der in diesem Stadium noch blind endigt, biegt zur Seite ab und zieht sich an dem äussern Epithel entlang bis zu der Stelle hin, an der sich später die äussere Oeffnung bildet.

Auch der Bau des Ovariums ist in diesem Stadium verändert, indem ein Durchbruch zwischen ihm und der Centralhöhle zu Stande gekommen ist (die Ausmündung des Oviducts). Diese Oeffnung entsteht nicht am Ende des rohrförmigen Ovariums, sondern an der Seite etwas hinter seiner Mitte, an einer Stelle, wo früher das Epithel des Ovariums und dasjenige der Centralhöhle dicht an einander gelegen waren.

Bei Individuen von 1,5 mm Länge erblickt man im vordersten Theil der Centralhöhle eine eigenthümliche zapfenförmige Bildung, die (Taf. 40, Fig. 47) darin ihren Ursprung hat, dass sich die Epithelschicht in die Centralhöhle hervorwölbt, während gleichzeitig die Zellen an dieser Stelle an Länge zunehmen und sich in Fächerform um eine parallel zur Längsaxe des Thiers gelegene Axe ordnen. Die spätere

Entwicklung zeigt, dass dieser Zapfen die erste Anlage zu den Hoden bildet.

Bei einer Länge von ungefähr 3 mm findet man endlich bei dem Parasiten auch eine äussere Oeffnung des Flimmercanals. Sie kommt dadurch zu Stande, dass das äussere Epithel durchbrochen ist, ausserhalb der Stelle, wo wir früher (Taf. 39, Fig. 41) den Canal blind haben endigen sehen, und wie Taf. 39, Fig. 42 zeigt, ist das Epithel hier stark flimmernd. Möglicher Weise ist dies schon auf diesem Stadium auch in der ganzen Länge des Canals der Fall; ich kann es aber nicht mit Sicherheit behaupten, da der Flimmercanal noch überall sehr eng und auch sein Epithel nur schwach entwickelt ist.

In diesem Stadium liegen also die Anlagen zu allen Organen vor, die bei dem erwachsenen *Enteroxenos* gefunden werden.

Ich will deshalb hier eine zusammenfassende Darstellung des Baues des *Enteroxenos* in diesem Entwicklungsstadium geben. Das cylindrisch gebaute Thier haftet vermittels seines proximalen, etwas zugespitzten Theils an der Darmwand der Holothurien fest an. Sein distaler Theil ist abgerundet. Der ganze Parasit liegt in dem Endothel und Bindegewebe der Holothurien eingeschlossen und wird von diesem vollständig bedeckt. Innerhalb dieser Bindegewebsschicht trifft man auf das äussere Epithel des Thiers, welches sich besonders an der Anhaftungsstelle aus hohen, keulenförmigen Zellen zusammensetzt und nur eine Durchbruchsstelle aufweist, welche im proximalen Theil des Thiers gelegen ist. Diese Oeffnung führt in den sehr kurzen Flimmercanal hinein, der sich erst, senkrecht zur Längsaxe des Thiers, längs der Epithelschicht ausdehnt, dann unter einem rechten Winkel umbiegt und parallel zur Längsaxe verläuft bis zu seiner Einmündung in die Centralhöhle.

Den grössten Theil des Volumens des Parasiten nimmt die Centralhöhle ein, indem sie sich mit Ausnahme der proximalen Partie durch die ganze Länge des Thiers erstreckt. Innen ist dieselbe mit Epithelzellen ausgekleidet. An der einen Seite des Thiers kann man nur eine ganz dünne Bindegewebsschicht zwischen dem Epithel der Centralhöhle und der Hautbedeckung des Thiers beobachten, während diese Zwischenwand auf der andern Seite sich so verdickt hat, dass sie sich in den Hohlraum hervorwölbt. Hier findet man das Ovarium, welches sich als ein auf beiden Seiten geschlossenes Mesodermrohr an dieser Seite des Thiers entlang erstreckt. Diese Röhre ist unregelmässig gebuchtet, füllt beinahe den Raum zwischen Haut und Centralhöhle aus und steht mit dieser letztern durch einen Ausführungsgang in

Verbindung, der von der Seite des Rohrs wenig hinter seiner Mitte seinen Anfang nimmt.

Endlich treffen wir im proximalen Ende der Centralhöhle noch die Anlage zu den Hoden an, die in diesem Stadium einen Entwicklungsgrad erreicht haben, wie ihn Taf. 40, Fig. 48 darstellt, indem sie aus mehreren parallelen Fortsätzen des Epithels der Centralhöhle gebildet wird, von denen jeder aus sehr langen, mit hyalinem Protoplasma ausgestatteten und radiär um eine compacte Axe geordneten oder — in den grössern Fortsätzen — um einen mit Mesodermzellen gefüllten Canal gereihten Zellen besteht, deren Kerne eine periphere Lage besitzen.

Nachdem wir nun die jüngsten postembryonalen Stadien des Parasiten betrachtet und die Anlage aller seiner Organe beobachtet haben, wird es bezüglich der weitern Entwicklung der Organe am bequemsten sein, jedes von diesen einzeln zu untersuchen.

Der Flimmercanal erleidet keine weitere Veränderung mehr, als dass er sich während des fortschreitenden Wachsthums des Thiers etwas in die Länge zieht (bei grossen Individuen erreicht er eine Länge von 5—6 mm).

Nach Erlangung der Geschlechtsreife (bei einer Länge von 60 bis 80 mm) verkümmert, wie oben erwähnt, nach und nach der proximale Theil, in welchem sich der Flimmercanal befindet, und schrumpft zuletzt zu einem dünnen Stiel zusammen, welcher die grossen Parasiten mit der Darmwand des Wirths verbindet, bis er zuletzt zerreisst und dadurch jede Verbindung zwischen dem Wirth und dem Parasiten aufgehoben ist.

Das Ovarium ist, wie wir früher gesehen haben, das erste Organ, welches während der postlarvalen Entwicklung auftritt.

Wir haben es als Mesodermbildung neben der Centralhöhle bemerkt, zuerst kugel-, später rohrförmig ausgedehnt. Dieses Rohr streckt sich mehr und mehr in die Länge, so dass es während des Wachsthums des Thiers an der einen Wand der Centralhöhle entlang läuft, während gleichzeitig sein Epithel höher wird und nach und nach ein drüsenähnliches Aussehen erhält.

Ein Ausführungsgang von dem Ovarium in die Centralhöhle kam auch sehr früh zum Vorschein, sich als Durchbruch zwischen der Wand der Centralhöhle und der Seite des Ovarialrohrs darstellend.

Auf einem etwas spätern Stadium erscheint der distale Theil des Ovariums in zwei Röhren getheilt, von denen nur die eine mit der

Centralhöhle in Verbindung steht, während die andere sich proximalwärts fortsetzt. Beide Röhren stehen am distalen Ende unter sich in Verbindung.

Das Ovarium ist also in diesem Stadium hufeisenförmig gebogen, aus einem langen, proximalwärts blind endigenden und einem kürzern, in die Centralhöhle mündenden Zweig bestehend.

Die gegenseitige Anordnung (vgl. Taf. 39, Fig. 43) dieser beiden Aeste ist derart, dass der lange, das Ovarium, der Centralhöhle am nächsten liegt, während der kurze, der Oviduct, sich zwischen der äussern Haut und dem Ovarium ausbreitet, gerade bis zu der Ausmündungsstelle, wo er vielfach gewunden und gebuchtet nach der Centralhöhle hin an dem Ovarium vorbei läuft.

Bezüglich des feinern Baues weisen diese beiden Zweige einen auffallenden Unterschied auf; das Ovarium nämlich besteht aus einem ungefähr in gerader Richtung verlaufenden Canal mit engem Lumen, welcher nach der Centralhöhle hin zahlreiche Tförmige Hervorwölbungen aussendet. Seine Wände sind aus einem etwas unregelmässigen Cylinderepithel gebildet, in welchem bei Individuen von ca. 20 mm Länge einzelne Zellen mit grossen Kernen und gelb gefärbten Dotterkörnchen im Protoplasma zum Vorschein kommen — was die erste Eibildung repräsentirt.

Mit dem weitern Wachsthum des Thiers schreitet auch die Eibildung fort, so dass man das Ovarium bei Thieren von 40 mm Länge in der Gestalt, wie in Taf. 39, Fig. 44 abgebildet, vorfindet.

Gleichzeitig zeigt der Hauptstamm des Ovariums einen unregelmässigern Verlauf, und die Ausbuchtungen werden immer zahlreicher und verzweigter.

Im distalen Theil des Ovariums, in der Nähe der Umbiegung des Rohrs, werden die Eier kleiner, und ihr Auftreten ist seltner, (Taf. 39, Fig. 45 zeigt diese Partie von demselben Ovarium, welches auch der Fig. 44 zu Grunde liegt).

Das Epithel des Ovariums ist hier unregelmässig und bildet eine Menge grösserer und kleinerer Zotten, welche immer breiter werden, je mehr man in den andern Zweig des Rohrs hinübertritt. — Die Zellen gewinnen an Höhe, und alle Kerne liegen in ihrem peripheren Ende, und bald erkennt man das charakteristische, aus hohen, regelmässigen Cylinderzellen zusammengesetzte Oviductepithel (s. Fig. 43 *Od*).

Der Oviduct bildet ein stark gebuchtetes, aber nicht verzweigtes Rohr von bedeutend grösserm Durchmesser als das des Ovariums.

Er verläuft, wie schon gezeigt, zwischen Ovarium und äusserer Haut, bis er quer an ersterm vorübergeht und in die Centralhöhle einmündet. Vorn an der Mündung ist sein Epithel stark flimmernd, wie auch hier bald flaschenförmige Drüsenzellen, mit einem schleimigen Secret versehen, zum Vorschein kommen. Taf. 39, Fig. 46 zeigt diesen Theil von einem Parasiten von 40 mm Länge. Bei der Geschlechtsreife des Thiers treten diese Zellen in einem gewissen Bezirk unweit der Mündung in grosser Menge auf, während die cylinderförmigen Stützzellen nur vereinzelt zwischen ihnen vertheilt gesehen werden.

Auch ausserhalb des Oviducts, im Epithel der Centralhöhle um seine Ausmündung herum, trifft man einzelne Drüsenzellen und eine Flimmerauskleidung an, deren Mächtigkeit mit der Entfernung von der Oviductausmündung stetig abnimmt.

Schon bei Individuen von 1,5 mm Länge trat uns die erste Anlage der Hodenbildung entgegen. Diese bestand darin, dass das Epithel der Centralhöhle, während es an Höhe zunahm, sich zapfenförmig in den proximalen Theil des Hohlraums hervorschob (Taf. 40, Fig. 47). Während nun dieser erste Fortsatz sich weiter entwickelt und kurze Verzweigungen aussendet, entstehen um ihn herum mehrere ähnliche Bildungen, wie sie Taf. 40, Fig. 48 wiedergiebt.

Unterdessen scheiden die Epithelzellen eine structurlose Basalmembran aus, welche während des Wachsthums und der Verzweigung der Fortsätze immer das Epithel begleitet und schliesslich ein festes und stark verästeltes Axensystem im Innern der Epithelzellenmasse bildet.

Von diesem Zeitpunkt an strebt die Hodenanlage wesentlich in die Breite; es werden neue Ausläufer ausgesandt, die alle ungefähr dieselbe Höhe erreichen, indem sie zu gleicher Zeit an Breite zunehmen und kurze Verzweigungen vorschieben, so dass sich bei einem Parasiten von 20 mm Länge eine Bildung, wie in Fig. 49 wiedergegeben, zeigt. Man sieht hier, wie die Epithelzellen, die den Hauptbestandtheil der Anlage bilden, theilweise sehr lang und dünn geworden sind; ihre Kerne liegen alle peripher, während das Protoplasma vollständig hyalin und nur wenig färbbar ist. An der Basis der Anlage bemerkt man mehrere grössere Einbuchtungen, welche als enge, verzweigte Canäle sich nach innen in die früher compacten Axen der Fortsätze erstrecken. Gewöhnlich findet man die Wände dieser Hohlräume mit einer Schicht von Mesodermzellen bedeckt, wie man auch oft auf lose Mesodermzellen in ihrem Innern stösst.

Die Hodenanlage fährt fort sich in die Breite auszudehnen.

In Folge dessen wird die Lage der Hoden unsymmetrisch, indem die Anlage, die sich ursprünglich central im proximalen Theil der Centralhöhle befand, jetzt längs der einen Seite derselben verläuft, gegen die Ausmündung des Flimmercanals hin.

Taf. 40, Fig. 50 zeigt einen Längsschnitt durch die Hodenanlage eines *Enteroxenos* von 40 mm Länge, während Fig. 51 einen Querschnitt in einem ähnlichen Stadium vorführt. Man erblickt hier die Anlage an der Wand der Centralhöhle als eine stark verdickte Partie, die als ein dicker Wulst den Raum proximal vor der Mündung des Flimmercanals ausfüllt.

Einzelne Theile dieser Schnitte weisen dieselbe radiäre Anordnung der Zellen auf, welche auch für die frühern Stadien charakteristisch war; aber im Uebrigen erhält man hier eine sehr unklare Vorstellung von der Structur dieser compacten Zellenmasse, weil das Bild in hohem Grad complicirt und undeutlich wird durch die vielen Zweige, die in verschiedenen Richtungen von den urspünglichen Fortsatzbildungen ausstrahlen. Auch hier findet man, wie in den frühern Stadien, an der Basis der Anlage grössere und kleinere Einstülpungen, die sich, theilweise mit Mesodermzellen angefüllt, nach innen in die grössern Axen hinein erstrecken.

Schreitet man in der Untersuchung weiter fort, so erhält man bei einem Parasiten von 50 mm Länge ein Bild, das von dem in den frühern Stadien erhaltenen so sehr abweicht, dass man beim ersten Anblick glaubt, nicht dieselbe Bildung vor sich zu haben.

Hier (Fig. 52 u. 53) trifft man die hohen Epithelzellen, die für alle frühern Stadien charakteristisch waren, nicht mehr an. Jetzt erscheinen die Hoden als eine Reihe von Blasen, welche in den proximalen Theil der Centralhöhle hineinragen und von einer sehr dünnen Haut bedeckt sind, die sich bei einer nähern Untersuchung als aus zwei parallel verlaufenden Zellenschichten zusammengesetzt darstellt (Fig. 54).

Innen im Hohlraum beobachtet man eine Menge frei liegender Zellen, welche bei näherer Betrachtung in den verschiedensten Theilungsstadien erscheinen.

Eine gründliche Untersuchung dieser Bildung schliesst jeden Zweifel ihrer Identität mit der Hodenanlage aus. Zunächst tritt sie an derselben Stelle der Centralhöhlenwand auf, wo die frühere Anlage ihren Platz hatte, und ausserdem sieht man auch in Fig. 52 u. 53, dass, während der centrale Theil aus den erwähnten Blasen besteht, an der Peripherie noch dieselben Epithelbildungen angetroffen werden, welche die frühern Stadien charakterisirten, hohe Zellen, die fächerförmig

von einem Punkt ausstrahlen oder radiär um eine Axe gelegen sind; und auch zwischen den verschiedenen Blasen findet man Partien dieser Art, so dass es unzweifelhaft ist, dass diese blasenförmigen Bildungen eine spätere Entwicklungsstufe der Stadien repräsentiren, die in Fig. 50 u. 51 vorgeführt sind.

Diese Veränderung des Aussehens der Hodenanlage geht sehr schnell vor sich; es ist daher mit der grössten Schwierigkeit verbunden, sich eine vollständige Serie der verschiedenen Stufen dieser plötzlichen Umwandlung zu verschaffen.

Lange suchte ich vergebens nach einer Beantwortung der Fragen, die sich bei einer Betrachtung solcher Stadien, wie sie Fig. 50 u. 52 wiedergeben, unwillkürlich erhoben: Welches ist das Schicksal der ganzen compacten Ansammlung von Epithelzellen, die ursprünglich die Hodenanlage kennzeichnete? — Woher stammen die beiden Zellenschichten, die in den spätern Stadien zusammen die Begrenzung der Blasen bilden? — und wo liegt der Ursprung der losen Zellen im Innern der Blasen? — Oder um alle Fragen in eine einzige zusammenzufassen: Geht die ganze Hodenpartie aus dem eigenthümlich umgebildeten Epithel der Centralhöhle hervor, oder spielen auch die Mesodermzellen irgend eine wesentliche Rolle während der Anlage? Es wäre ja nämlich möglich, dass die Hodenblasen dadurch entstanden wären, dass mehrere Epithelzapfen mit ihren peripheren Enden verwachsen und dadurch zwischen ihnen epithelbegrenzte Hohlräume gebildet wären, in derem Innern die aus Epithelzellen entstandenen Spermatocyten sich entwickelten. — Oder aber die engen Axenhöhlen der Zapfen könnten sich in die Hodenblasen umbilden und die Spermatocyten hier aus Mesodermzellen ihren Ursprung nehmen.

Ich glaubte schon, auf eine befriedigende Antwort dieser Fragen verzichten zu müssen, als ich endlich einige Stadien fand, welche den Schlüssel zu ihrer Lösung boten, und nach einer eingehenden Revision aller meiner Präparate zu folgender Auffassung der Hodenentwicklung gelangte:

Nachdem die Wucherung des Epithels der Centralhöhle eine Entwicklung, wie in Fig. 50 dargestellt, erreicht hat, hört sie auf, während die weitere Umbildung im Innern des Axensystems der Zellenmasse vor sich geht. Wir haben schon gesehen, wie an der Basis der Anlage in den grössern Axen Hohlräume und Canäle zum Vorschein kommen (Taf. 40, Fig. 48—51 *Mes*). Diese verbreiten sich nun bis in die kleinsten Verzweigungen des Axensystems, wobei sie auch stark erweitert werden, indem sie die umgebenden Epithelschichten zur Seite

schieben; und wenn man jetzt eine einzelne der ursprünglichen Fortsatzbildungen betrachtet, so sieht man, dass sie eine Verwandlung erlitten hat, die vollständig derjenigen entspricht, die wir bei der ganzen Hodenanlage durch einen Vergleich zwischen Parasiten von 40 und 50 mm Länge gefunden haben. Die Entwicklung hat uns nämlich gezeigt, dass der ursprüngliche Fortsatz eine compacte Axe enthält, an deren Stelle später ein Hohlraum tritt, der ringsum von der zunächst noch sehr dicken Basalmembran umschlossen wird, und nun findet man diesen Fortsatz in einen blind endigenden, verzweigten Schlauch verwandelt, dessen Wände aus folgenden Schichten bestehen: 1) aus einem niedrigen cubischen Epithel (durch Abplattung der früher hohen Epithelzellen gebildet), das nach innen von 2) der Basalmembran begrenzt wird, deren innere Fläche wiederum von 3) einer zusammenhängenden Schicht von niedrigen Mesodermzellen überzogen wird.

Indem nun diese Umbildung zu gleicher Zeit in den verschiedenen Fortsätzen, aus welchen die Hodenanlage sich zusammensetzt, vor sich geht, werden die Wände der erwähnten Blasen sehr dicht an einander gedrängt, worauf wieder eine innige Verschmelzung an einzelnen Stellen und eine Verbindung zwischen den Hohlräumen innerhalb der einzelnen Fortsätze (s. Taf. 41, Fig. 56—58) erfolgt.

Wenn man nun die Hoden bei einem beinahe geschlechtsreifen *Enteroxenos* betrachtet (Taf. 40, Fig. 52), so scheint es mir einleuchtend, dass die äussere der beiden Zellenschichten, welche die Haut um die grossen Hohlräume bilden, aus einer Ausdehnug und daraus folgenden Abplattung der ursprünglichen Epithelbildungen hervorgegangen ist, während die innere Zellenschicht als Mesodermbildung angesehen werden muss. Doch jetzt zeigt sich die Hodenanlage als eine Reihe völlig geschlossener Blasen, die nur durch die äussere Epithelschicht mit der Wand der Centralhöhle in Verbindung stehen, während der Zusammenhang zwischen den Mesodermzellen innerhalb und ausserhalb der Blasen aufgehoben ist.

Für meine eben dargestellte Auffassung spricht ein Vergleich zwischen zwei Schnittserien, von denen Fig. 51 und 53 einzelne Schnitte zeigen. Es wird dadurch kaum zweifelhaft, dass die Hohlräume der Hodenanlage in Fig. 53 mit den Mesodermeinbuchtungen in Fig. 51 homolog sind. Bei einer Verfolgung derjenigen

Serie, zu den Fig. 53 gehört, zeigt es sich nämlich, dass auch die seitlichen Hohlräume in derselben Beziehung zum Mesoderm stehen, wie auf dieser Figur der mittlere. — Weiter zeigt eine Untersuchung der basalen Theile der Hodenblasen (Fig. 55), dass auch hier die Blasenwand von 2 Zellenschichten zusammengesetzt ist und durch einen Zwischenraum vom Centralhöhlenepithel getrennt; doch geht auf einzelnen Stellen (vgl. Taf. 41, Fig. 56—58) die Basalmembran der Hodenblasen in diejenige des Centralhöhlenepithels über. Dies deutet darauf hin, dass die früher länglich gestreckten Hodenzapfen jetzt durch die Erweiterung ihrer Axenhöhlen in die Breite ausgezogen sind, so dass das Epithel der Hodenblasen jetzt auf längern Strecken mit dem Epithel der Centralhöhle parallel verläuft (siehe Taf. 40, Fig. 55); und die Stellen, wo die Basalmembran eine Verbindung zwischen beiden hervorbringt, repräsentiren die Entstehungsstellen der Hodenzapfen aus der Centralhöhlenwand. — Wo mehrere Hodenzapfen verschmelzen (Taf. 41, Fig. 56—59; a, b u. c), bilden sich im basalen Theil der Hodenanlage kleine Bläschen, die innen von Epithelzellen begrenzt sind, und in diesen sind nie Spermatocyten zu finden, während in denselben Stadien die peripheren Hohlräume der Zapfen von solchen angefüllt sind.

Wie schon hervorgehoben —, treffen wir im Innern der grossen Blasen eine ansehnliche Menge loser Zellen von verschiedener Grösse, die sich bei eingehender Untersuchung als die verschiedensten Stadien der Spermatogenese offenbaren.

Ob die Zellen in der Wand mit diesen Spermatocyten in einer genetischen Beziehung stehen, darüber lassen meine Präparate keine bestimmte Entscheidung zu. Theils ist nämlich mein Material dieser Stadien zu gering, theils auch mangelhaft conservirt, und ich kann daher meine Untersuchungen in diesem Punkt nicht als vollendet betrachten. Dasselbe gilt auch in Betreff der weitern Entwicklung der Spermazellen; ich konnte hier die verschiedenen Stadien beobachten, die in Taf. 40, Fig. 54, und Taf. 41, Fig. 60 abgebildet sind; aber mein vorhandenes Material reichte auch in diesem Punkt nicht zu einer Combinirung dieser Stadien aus.

Von den Hoden wird kein Ausführungsgang gebildet; um in die Centralhöhle hinaus zu gelangen, müssen die Spermatozoen daher entweder activ durch die Hodenwand hindurch dringen, oder diese muss platzen und auf diese Weise den Spermatozoen einen Weg bahnen. Ich habe schon oben (S. 741) einige Gründe angeführt, welche die

erstere von diesen Auffassungen befürworten; aber mit absoluter Sicherheit kann ich diese Frage noch nicht beantworten.

Wir haben nun die postembryonale Entwicklung des *Enteroxenos* bis zur Geschlechtsreife des Individuums verfolgt, und ich will hier zum Schluss noch in ein paar Worten sein weiteres Schicksal erwähnen. Die eben geschlechtsreifen Individuen haben eine Länge von 6—8 cm, aber auch nach dieser Zeit schreitet das Wachsthum weiter, bei einigen bis zu der doppelten Länge, 12—15 cm, während sich unterdessen die befruchteten Eier in der Centralhöhle des Parasiten zu Larven ausbilden. Wie oben angeführt, wird zu dieser Zeit nach und nach jede Verbindung zwischen dem Thier und dem Wirth gelöst, und immer wird man die grössten Parasiten lose in der Leibeshöhle der Holothurien gelegen vorfinden. Während das Thier an Länge zunimmt, werden seine Epithelien immer dünner, so dass das Mutterthier in dem Augenblick, wo die Larven im Begriff sind, auszuschlüpfen, einer jeden Berührung gegenüber sehr wenig widerstandsfähig ist. Solange es sich indessen in der Leibeshöhle des Wirths befindet, ist es einer solchen nicht ausgesetzt, und wie ich in den folgenden Capiteln darthun werde, erachte ich es für unzweifelhaft, dass die Larven dem Mutterthier nicht eher entschlüpfen, als bis dieses seinen Wirth verlassen hat.

Capitel IV.

Zusammenfassung der Resultate.

Man kann drei verschiedene Abschnitte im Leben des *Enteroxenos östergreni* unterscheiden, von welchen der erste und der letzte, die Embryonalentwicklung und die Entwicklung als Parasit, der Beobachtung zugänglich gewesen sind, während der dazwischen liegende Abschnitt, der Sprung von der fertig entwickelten Larve bis zu dem kleinen Parasiten, dagegen nur durch die aus den bekannten Abschnitten sich ergebenden Schlussfolgerungen beleuchtet werden kann.

Ich werde im Folgenden erst in kurzen Zügen die Hauptpunkte unserer Kenntniss über *Enteroxenos* zusammenfassen, so weit sich diese auf directe Beobachtungen stützt, um nachher die Verhältnisse zusammenzustellen, die zur Erleuchtung dieses Abschnitttes dienen

können, über welchen noch keine unmittelbaren Beobachtungen vorliegen.

Enteroxenos östergreni kommt aussen am Darmcanal bei *Stichopus tremulus* schmarotzend vor. In der Regel ist er am Vordertheil desselben befestigt; ausnahmsweise wird er auch an der Kloake, am Oviduct und an den Wasserlungen gefunden. Grosse Individuen werden oft frei in der Leibeshöhle des Wohnthiers angetroffen. Der Parasit ist vollständig mit Schichten aus Bindegewebe und Endothel überzogen, welche dem Wirthsthier angehören und mit den entsprechenden Gewebselementen der Darmwand desselben in organischer Verbindung stehen.

Ausser dem Epithel und der Musculatur der Haut besitzt der Parasit keine andern Organe als Flimmercanal, Ovarium und Hoden, welche alle in die grosse Centralhöhle, die sich durch die ganze Länge des Thiers hinzieht, münden. Der Flimmercanal bildet die einzige Verbindung mit der Aussenwelt.

Die Embryonalentwicklung geht in der Centralhöhle des Mutterthiers vor sich, in welcher die Eier gruppenweise, in grössere oder kleinere Kugeln geordnet, liegen.

Die Furchung des Eies ist die eines typischen Gastropoden, und die Larve wird mit den gewöhnlichen Larvenorganen, Velum, Otolithen, Fussdrüsen, einer vollständig entwickelten Schale und Operculum ausgestattet.

Die postembryonale Entwicklung beginnt im Innern des Bindegewebes der Darmwand des *Stichopus tremulus.* Während die wenigen und primitiven Organe des Parasiten angelegtwerden und sich entwickeln, wächst er von der Darmwand des Wirths in dessen Leibeshöhle hinaus, jedoch ohne die äussersten Zellenschichten der Darmwand zu durchbrechen und diese vor sich her drängend.

Der Parasit ist im ersten Stadium kugelförmig und besteht aus 2 concentrischen Zellenschichten, zwischen denen sich lose Mesodermzellen finden.

Die äussere Zellenschicht bildet die Epithelschicht der Haut, nimmt aber an der Organbildung keinen weitern Antheil. Die innere Zellenschicht stellt die Begrenzung sowohl der grossen Centralhöhle als die des Flimmercanals dar und spielt auch bei der Bildung der Hoden eine Rolle.

Als Mesodermbildungen zeigen sich Musculatur, Bindegewebe, Ovarium und Spermazellen.

Die Geschlechtsreife tritt ein, wenn das Individuum ungefähr seine halbe Körperlänge (6—8 cm) erreicht hat. Eier und Sperma werden in die Centralhöhle entleert.

Nach dieser Zusammenfassung gehe ich nun zu der Betrachtung des Abschnitts über, in welchem wir die Entwicklung des Thiers nicht haben verfolgen können. Es tritt uns hier die Frage entgegen:

Was geschieht mit der Larve von dem Augenblick an, wo wir sie vollständig entwickelt in der Centralhöhle des Mutterthiers vorfinden, bis zu dem Zeitpunkt, in dem wir sie wieder als einen kleinen, kugelförmigen Parasiten im Bindegewebe des Holothuriendarms treffen? Wie ist sie dahin gekommen? Und welche Verwandlungen hat ihr Bau bei dieser Wanderung erfahren? — Der erste Punkt, der vor der Beantwortung dieser Fragen erledigt werden muss, ist folgender:

Wird die Larve, bevor ihre weitere Entwicklung anfängt, in ein anderes Individuum des *Stichopus tremulus* übergeführt, oder wird die Ausbildung des *Enteroxenos* in demselbem Wirthsthier, auf welchem auch das Mutterthier schmarotzt hat, vollendet?

Wie ich unten zeigen werde, giebt es meiner Auffassung nach gewichtige Gründe, die unbedingt für die erstere dieser beiden Möglichkeiten sprechen, dass also die postlarvale Entwicklung des *Enteroxenos* regulär erst dann ihren Anfang nimmt, wenn die Larve in eine andere Holothurie eingeführt worden ist.

Die erwachsenen Parasiten, in deren Centralhöhle sich vollständig entwickelte Larven befinden, werden in der Regel frei in der Leibeshöhle der Holothurien gefunden, oder sie sind vermittels ihrer fadenförmigen vordern Partie nur noch ganz lose mit deren Darmwand verbunden, und so ist in Folge dessen nicht anzunehmen, dass die Larven direct von dem Wohnthier nach dem Darmcanal des Wirths hinübergeleitet werden können. Eine solche Ueberführung müsste durch den Flimmercanal des Parasiten geschehen. Aber abgesehen davon, dass diese Annahme schon wegen des engen Lumens desselben wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, wird sie auch durch den Umstand völlig ausgeschlossen, dass der ganze Flimmercanal bei den erwachsenen Parasiten stark degenerirt ist, wenn nicht schon jede Verbindung zwischen dem Parasiten und der Darmwand des Wirths vollständig abgebrochen ist.

Die einzige Möglichkeit für ein Eindringen der Larve in die Darmwand des ursprünglichen Wirths wäre, dass die Larven in Folge

eines Zerplatzens der Haut des Mutterthiers sich in die Leibeshöhle des *Stichopus* entleerten und dass sie von hier aus activ in die Darmwand eindringen könnten. Dies ist aber aus folgenden Gründen nicht glaubhaft.

Wenn wir die Larve zum ersten Mal wiedertreffen, nachdem sie ihre Existenz als Parasit begonnen hat, liegt sie innen im Bindegewebe des Holothuriendarms eingebettet, gerade an der Grenze gegen das Darmepithel hin; wäre sie von der Leibeshöhle her eingedrungen, so hätte sich also die Larve durch das Endothel der Leibeshöhle und durch die beiden Muskelschichten des Darms hindurcharbeiten, ferner die Bindegewebsschicht bis zu ihrer innersten Grenze durchbohren müssen, um dann während ihrer postlarvalen Entwicklung wieder in die Leibeshöhle hinaus zu wachsen, dies Mal jedoch ohne durch die Endothelschicht hindurch zu brechen. Bei einer genauen Untersuchung von Schnitten durch einen Holothuriendarm mit solchen kleinen Parasiten wird findet sich nichts, was darauf hindeuten könnte, dass die Larve von der Leibeshöhle eingedrungen wäre; denn sowohl die Endothelschicht als die kräftige Musculatur und der äusserste Theil des Bindegewebes sind vollständig unbeschädigt geblieben, während dagegen das Darmepithel innerhalb der Stelle, wo der Parasit sich befindet, stets etwas verletzt erscheint. Hier könnte man freilich einwenden, dass die in Folge des Eindringens der Larve erfolgte kleine Zerstörung des Endothels und der Musculatur sich schon wieder hergestellt hätte und dass die Verletzung des Darmepithels irgend einem Fehler beim Präpariren zugeschrieben werden könnte. — Wenn ich daher diese Thatsache kaum als beweisend hinstellen kann, so begünstigt sie doch die Auffassung, dass die Larve in die Darmwand vom Darmlumen des Wirths aus und nicht von seiner Leibeshöhle her eingedrungen sei.

Dafür spricht ferner die Ueberlegung, dass man unter der Voraussetzung, dass die Larven in der Leibeshöhle der Holothurien frei werden, kaum eine plausible Erklärung für das Auftreten des *Enteroxenos* nur an einzelnen, bestimmten Stellen des Wirthsthiers geben kann.

Ich habe früher erwähnt, dass das Mollusk gewöhnlich nur auf dem vordersten Theil des Darmcanals der Holothurien sich findet und dass ich ausnahmsweise ein wohl entwickeltes Individuum und nicht selten kleinere Exemplare von *Enteroxenos* an der Kloake des *Stichopus* antraf, sowie dass ich auf den Wasserlungen eine aus 6 kleinen Parasiten bestehende Gruppe und schliesslich 2 kleine Indi-

viduen gerade an der Ausmündung des Oviducts einer Holothurie vorfand.

Nimmt man an, dass die ganze Menge Larven, die in der Centralhöhle eines *Enteroxenos* sich finden, in die Leibeshöhle des Wirthsthiers entleert würden und dass sie nach kürzerer oder längerer Zeit sich an den Wänden derselben festzusetzen versuchen würden — wie kann man sich dann dieses auf bestimmte Partien beschränkte Auftreten des Parasiten erklären? Warum findet man ihn nur an einem kleinen, begrenzten Theil des Darmcanals und nicht an andern Stellen der Wandungen der Leibeshöhle?

Diese letztere ist ja überall von demselben Endothel ausgekleidet, und die Bedingungen des Eindringens der Larve sind in so fern an allen Stellen gleich günstig. Man könnte freilich denken, dass die Larven wirklich überall in das Endothel der Leibeshöhle eingedrungen wären, aber dass sie die nothwendigen Voraussetzungen für ihre weitere Entwicklung nur an der Darmwand vorfanden; man könnte sich ferner denken, dass die Festsetzung der Larve über den ganzen Darmcanal hin stattgefunden habe und dass sämmtliche Parasiten ihre postlarvale Entwicklung hier angefangen hätten, dass aber dann der Darmcanal mit den auf ihm haftenden Parasiten in Folge irgend einer Irritation ausgestossen worden wäre und sich wieder neu gebildet hätte, so dass auf diese Weise das Gebiet der Parasiten auf den vordersten, immer zurückbleibenden Theil des Darms beschränkt worden wäre.

Aber dieser Annahme wird eben durch die erwähnten Ausnahmefälle widersprochen, in denen die Parasiten auf der Kloake, am Oviduct und an den Wasserlungen vorkamen. Dass man sie am Oviduct und an den Wasserlungen finden kann, zeigt nämlich, dass auch ausserhalb des Darmcanals die nöthigen Bedingungen für die Entwicklung des Parasiten sich finden; und durch den — nicht so seltnen — Fall, dass die Parasiten an der Kloake festsitzen, wird auch die erwähnte Annahme ausgeschlossen, dass der Darm der Holothurien ausgestossen und wieder regenerirt sein könnte, nachdem die Larven in seine Wandungen hineingedrungen wären. Und dass die Bedingungen zur Entwicklung des Parasiten an der Kloake oder gar an den Wasserlungen und am Oviduct so viel günstigere sein sollten als an der Mitte des Darmcanals, ist wohl kaum anzunehmen, und man kann auch hierin nicht die Ursache erblicken zu dem regulären Auftreten des *Enteroxenos* am vordersten und nicht selten am hintersten Theil des Darmcanals, aber nie an der Mitte desselben.

Die einzige plausible Erklärung ist die, dass die Larven nur in

die erwähnten Stellen eingedrungen sind. Und betrachtet man diese Stellen, an denen die Parasiten gefunden werden, näher, so zeigt sich, dass es eben solche sind, wo es der Larve leicht möglich gewesen ist, von aussen in die Holothurie hineinzukommen, nämlich durch Mund, Analöffnung und Oviduct.

Es unterliegt also, meiner Meinung nach, keinem Zweifel, dass die Larve des *Enteroxenos* in ein neues Individuum von *Stichopus tremulus* übergeführt wird, bevor die postlarvale Entwicklung anfängt, und jetzt drängt sich die Frage auf: Auf welche Weise findet diese Ueberführung statt?

Der mit Larven angefüllte *Enteroxenos*, der frei in der Leibeshöhle der Holothurien liegt, könnte aus dieser hinausgelangen entweder durch den Tod und die Auflösung des Wirths oder auch dadurch, dass die Parasiten mit dem Darmcanal des Wirthsthiers ausgestossen werden.

Das letztere ist wohl gewöhnlich der Fall, und man hat beim Sammeln von *Stichopus* die Gelegenheit, diesen Process zu beobachten, durch welchen ein oder mehrere Parasiten mit dem Darm und den Wasserlungen des *Stichopus* ausgestossen werden.

Damit die Larven nun aus der Hülle des Mutterthiers befreit werden, ist es nothwendig, dass dessen Haut zerreisst. Viele Umstände deuten auch darauf hin, dass der Untergang des Mutterthiers nahe bevorsteht, wenn die Larven ihre Entwicklung vollendet haben. Seine Haut ist nämlich an mehreren Stellen blasenförmig aufgetrieben, dünn und durchsichtig, und der vom Wirth gelieferte Ueberzug, dessen Verbindung mit dem Muttergewebe aufgehört hat, ist schon stark dem Verfall anheimgefallen und löst sich in grossen Fetzen von dem Epithel des Parasiten ab.

Ich habe Gelegenheit gehabt, zu sehen, wie einmal ein *Stichopus* mit seinem Darmcanal 3 Parasiten ausstiess, von welchen 2 eine bedeutende Grösse hatten (12—15 cm). Der eine von diesen zerplatzte sogleich nach dem Auswerfen in Folge einer Bewegung des Gefässes, in welchen ich ihn gebracht hatte, während der andere, der in vollständiger Ruhe gehalten wurde, sich noch am folgenden Tage unverändert zeigte. Aber durch eine leise Berührung mit einer Pincette zerriss eine der Blasen, und die kleinen, mit Larven angefüllten Kugeln strömten in dichter Folge aus der entstandenen Oeffnung heraus, während die Blase in Folge davon nach und nach zusammenschrumpfte. Es ist unzweifelhaft, dass nur der innere Druck des Mutterthiers dieses Ausströmen der Larven bewirkt hat, da die Beschädigung nur schwach

und an der obern Fläche desselben stattfand, während der Parasit sonst die ganze Zeit in völliger Ruhe gehalten wurde. Die andern Blasen, die durch contrahirte Stücke von der verletzten Blase getrennt waren, hatten keine Veränderung erlitten, und keine Kugel war aus einer Blase in eine andere hinüber passirt. Im Gegensatz zu dem Parasiten selbst, der in Folge der leichtesten Berührung zerstört wurde, zeigten die kleinen Kugeln, welche die Larven einschliessen, eine verhältnissmässig grosse Widerstandsfähigkeit.

Wahrscheinlich geht die Befreiung der Larven in der Natur in ähnlicher Weise vor sich. Ein Parasit, der, nachdem er aus seinem Wirthsthier ausgestossen worden ist, unbeschützt auf dem Meeresboden liegt, wird ohne Zweifel nach kurzer Zeit auf irgend eine Weise eine Verletzung der Haut erfahren, durch welche in Folge der Spannung der aufgetriebenen Partien dann die Larven nach aussen entleert werden.

Wir gehen jetzt zu der Frage über, wie die Larven, nachdem sie aus der Centralhöhle des Mutterthiers hinausgelangt sind, in einen neuen Wirth hineingelangen — ob sie möglicher Weise mehrere Wirthsthiere passiren, ehe sie zuletzt bei *Stichopus tremulus* Geschlechtsreife erreichen — oder ob die Larven überhaupt kein freies Dasein führen, indem sie schon, bevor dies begonnen hat, von einem neuen Wirth aufgenommen werden.

Auf diese Fragen vermag ich nur wenig erschöpfende Antworten zu geben; aber ich möchte doch auf einen Umstand hinweisen, der die letzte Annahme, dass die Larven niemals ganz frei werden, unterstützt.

Nach den frühern Ausführungen tritt *Enteroxenos* in der Regel nur am vordersten Theil des Holothuriendarms auf; aber auch innerhalb dieses begrenzten Feldes zeigen sich die Parasiten nicht gleichmässig vertheilt. Wie wir gesehen haben, ist es, wenn man Schnittserien durch ein Darmstück mit sehr jungen Individuen untersucht, auffallend, dass man eine ganze Reihe von Schnitten betrachten kann, ohne auf einen einzigen Parasiten zu stossen, bis plötzlich an einem kleinen, beschränkten Stück der Darmwand eine ganze Menge zum Vorschein kommen, alle gleich über den ganzen Umkreis des Darms vertheilt und annähernd von derselben Grösse; — diese Erscheinung wiederholt sich dann in Zwischenräumen mehr oder weniger ausgeprägt; und man wird immer von den jüngsten Parasiten entweder gar keine

oder eine Anzahl beisammen finden [1]); — sie treten mit andern Worten gruppenweise und sehr selten vereinzelt auf. Diese gruppenweise Anordnung könnte dadurch hervorgerufen worden sein, dass die Larven, noch zu den früher erwähnten Kugeln verbunden durch den Mund des *Stichopus* gleichzeitig mit seiner Nahrung aufgenommen werden. Wenn dann im Darmcanal desselben die Kugelhaut aufgelöst wird, werden auf einmal alle Larven frei und drängen sich darauf durch das Darmepithel nach allen Seiten hinaus.

Auch auf der Kloake finden sich die Parasiten in Gruppen geordnet — und eine Gruppe von 6 Parasiten wurde an den Wasserlungen angeheftet gefunden — gerade am Ausgangspunkt der beiden Zweige derselben. Dass die kleinen, mit Larven versehenen Kugeln auch auf diesem Wege — durch die Kloake — in die Holothurien hinein gelangen können, ist nicht unwahrscheinlich, wenn man die fortdauernde Strömung des Wassers von und nach den Wasserlungen in Betracht zieht; die Kugeln, die nach dem Zerplatzen des Mutterthiers auf dem feinen Sandboden zerstreut liegen, auf welchem die Holothurien leben, können sehr leicht in dem Wasserstrom hinauf gewirbelt werden und auf diese Weise in die Kloake und von da in die Wasserlungen hineindringen.

Nur für den einen Fall, in welchem 2 Parasiten an dem Oviduct der Holothurien gefunden wurden, ist es nicht annehmbar, dass die Larven passiv in das Wirthsthier aufgenommen wurden, sondern dass sie activ eingewandert sind, nachdem sie, in Folge irgend einer äussern Einwirkung auf die Kugelhaut, schon auf dem Meeresboden frei geworden sind.

Die erwähnte Thatsache, dass die Parasiten gruppenweise innerhalb der Holothurien auftreten, liesse sich nun schwer erklären unter der Voraussetzung, dass die Larven nach einem freien Dasein — activ oder passiv — in den Wirth gelangten; doch sind hier mehr Beobachtungen nöthig, ehe dieser Punkt als aufgeklärt betrachtet werden kann. Ich habe z. B. niemals Molluskenlarven im Darminhalt bei den

---

1) Bezüglich der vollständig ausgebildeten Parasiten ist das Verhältniss nicht dasselbe; man kann nämlich sehr oft nur ein einzelnes Individuum von diesen in einem *Stichopus* antreffen. Dieser Umstand bildet aber doch keinen Widerspruch zu dem oben erwähnten; indem er darin seinen Grund haben kann, dass ein Theil der eindringenden Larven auf einer frühen Stufe ihrer Entwicklung stehen geblieben sind, während andere vielleicht schon durch einen frühern Darmwechsel aus dem Wirthsthier ausgestossen wurden.

Holothurien entdecken können, ich habe sie auch nicht im Epithel des Darms auf ihrem Wege in das Bindegewebe gesehen, und so lange diese Lücke in der Beobachtungsreihe nicht durch zukünftige Untersuchungen ausgefüllt ist, kann keine gut begründete Hypothese aufgestellt werden über das weitere Schicksal der Larve, nachdem dieselbe die Centralhöhle des Mutterthiers verlassen hat.

Noch ferner steht die Antwort auf die zweite Hauptfrage: Welche Veränderungen hat der Bau des *Enteroxenos* erfahren beim Uebergang von Larve in den Parasiten?

Diese Metamorphose geht wahrscheinlich im Verlauf eines sehr kurzen Zeitraums vor sich und zwar in so durchgreifender Weise, dass das Schicksal der verschiedenen Organe nur schwer zu verfolgen ist, besonders weil die geringe Grösse der Objecte jeder Untersuchung über diese Stadien grosse Schwierigkeiten in den Weg legt.

Ich habe mehrmals eigenthümliche Ansammlungen fremder Zellen im Bindegewebe der Darmwand des *Stichopus* gesehen und bin geneigt, diese als dem Parasiten angehörig zu betrachten, sowohl in Folge der Grösse, als auch in Folge ihres Platzes im Wirthsthier. Ich darf aber keineswegs behaupten, dass diese Bildungen ein Zwischenstadium zwischen Larve und Parasiten repräsentirten; im Gegentheil machen sie mit ihren ungeordneten, körnigen Zellen den Eindruck der Degeneration, und möglicher Weise stellen sie Parasiten vor, die aus irgend einem Grunde in ihrer Entwicklung gehemmt wurden und jetzt zu Boden gehen.

Aber, wie auch diese Bildungen zu deuten sein mögen, so werden wir darin doch nicht den Schlüssel finden zur Lösung der Frage nach der Verwandlung der Larve bei ihrem Uebergang zu parasitischer Lebensweise.

Bei einem Versuch, die Organe des geschlechtsreifen *Enteroxenos* zu deuten, erhebt sich zuerst die Frage, ob man in diesen die Organanlagen der Larve wiederzufinden erwarten darf, ob sie, mit andern Worten, als homolog mit den entsprechenden Organen anderer, frei lebender Mollusken betrachtet werden können. Und da man auf diese erste Frage keine sichere Antwort geben kann, so wird in Betreff der Verwandlungsvorgänge selbst jede Annahme auf einem sehr unsichern Boden stehen.

Wenn wir einen Rückblick auf den Bau des geschlechtsreifen *Enteroxenos* werfen, so finden wir von innern Organen ausser dem hermaphroditischen Geschlechtsapparat nur den kurzen und engen

Flimmercanal, der zusammen mit den Geschlechtsdrüsen in die grosse Centralhöhle einmündet.

Was ist nun die Bedeutung dieses Flimmercanals und der Centralhöhle? Können dieselben mit irgend welchen Organen der frei lebenden Gastropoden verglichen werden, oder sind sie vielleicht als eigenthümliche Neubildungen zu betrachten, die als Anpassungen an die parasitäre Lebensweise entstanden sind?

Der Flimmercanal bildet, wie oben gezeigt, eine offene Verbindung zwischen Wirth und Parasit, indem er auf der einen Seite an der Oberfläche des *Enteroxenos* an dessen festgeheftetem Ende mündet und andrerseits sich in den grossen Hohlraum im Innern desselben öffnet. — Sonst findet man die Oberfläche von *Enteroxenos* nirgends durchbrochen, und der Flimmercanal bildet also die einzige offene Verbindung mit der Aussenwelt überhaupt.

Es liegt dann zuerst nahe, diesen Apparat als einen stark reducirten Darmcanal anzusehen, indem man dessen Ausmündung an der Oberfläche als Mundöffnung betrachtet und die Uebergangsstelle zwischen Flimmercanal und Centralhöhle als Analöffnung. — Aber ich muss gestehen, dass ich bei dem Flimmercanal keine Eigenschaften gefunden habe, die ihn bestimmt als den Darm des Thiers charakterisiren; und wahrscheinlich ist der bei der Larve angelegte Darmcanal später rückgebildet, und der Flimmercanal repräsentirt irgend ein unserm Parasiten eigenthümliches Organ, dessen Function uns noch nicht bekannt ist.

Welche Bedeutung der Flimmercanal im Leben des *Enteroxenos* auch haben mag, so ist seine Rolle zur Zeit der Geschlechtsreife des Thiers schon ausgespielt. Um diese Zeit fängt nämlich eine Degeneration des ganzen proximalen Theils des Parasiten an, und damit folgt auch eine solche des Flimmercanals; sein Lumen verschwindet, und die Epithelschicht an seinen Wänden wird immer niedriger.

Nicht viel weiter kommen wir bei einer Betrachtung der Centralhöhle des *Enteroxenos.* Sie erstreckt sich durch die ganze Länge des Thiers, in sie werden die Geschlechtsproducte entleert, und auch der Flimmercanal mündet hier. Ihrer Function nach würde die Centralhöhle am besten mit der Mantelhöhle der frei lebenden Gastropoden zu vergleichen sein, während ich nicht behaupten kann, dass sie auch eine dieser homologe Bildung sei [1]).

1) In Uebereinstimmung mit SCHIEMENZ's Hypothese von der Phylogenie der entoparasitischen Gastropoden wäre wohl die Centralhöhle als

Wenn wir in der Ontogenie des *Enteroxenos* eine Deutung seiner Organe suchen, so stossen wir auch hier auf unüberwindliche Schwierigkeiten, indem wir keine Continuität finden zwischen der Larvenentwicklung und der Entwicklung als Parasit. — Und aus der letztern allein ist nichts zu schliessen. Der Parasit ist zuerst mikroskopisch klein und aus zwei Zellenschichten aufgebaut, die einander als concentrische Kugelflächen umschliessen und zwischen welchen einzelne zerstreute Zellen liegen; aus dieser primitiven Anlage entwickelt sich dann der grosse geschlechtsreife *Enteroxenos*. Bei einer Betrachtung dieser Entwicklung ist man leicht versucht, die zwei ursprünglichen Zellenschichten des Parasiten mit dem Ektoderm und Entoderm einer Gastrula zu vergleichen und daraus Schlüsse auf die Abkömmlinge dieser Schichten zu ziehen; aber wenn man bedenkt, dass der kleine Parasit keine Neubildung ist, sondern vielmehr in Folge einer Verwandlung der schon stark differenzirten Larve entstanden ist, dann verlieren alle solche Schlüsse ihren Werth.

Ich halte es daher für das Beste, vorläufig von allen weitern Erklärungsversuchen abzusehen und befriedigendere Resultate bezüglich des ganzen Entwicklungsganges abzuwarten.

Capitel V.

In welchem Verhältniss steht *Enteroxenos östergreni* zu den bisher bekannten entoparasitischen Gastropoden, *Entoconcha mirabilis* MÜLLER und *Entocolax ludwigi* VOIGT?

In den letzten Jahren wurden eine ganze Reihe von Gastropodenarten gefunden, die als Schmarotzer an verschiedenen Echinodermen leben, und zwar die meisten als Ektoparasiten. Durch die Untersuchungen von SARASIN und später von KÜKENTHAL ist bei diesen eine stufenweise Entwicklung von eigenthümlichen Organen, Scheinmantel und Scheinfuss, nachgewiesen, Organe, die nur bei parasitisch lebenden Formen nachweisbar sind und hier um so stärker entwickelt, je inniger die Verbindung zwischen Wirth und Parasit, d. h. je tiefer das Mollusk in die Haut des Echinoderms eingedrungen ist (siehe Fig. B).

Die Kenntniss der entoparasitischen Mollusken steht dagegen nicht auf einer hohen Stufe. Früher sind nur zwei Arten von solchen näher

---

eine Scheinmantelhöhle zu betrachten. Ich werde im nächsten Capitel die Gründe angeben, warum ich seine Hypothese nicht ohne weiteres annehmen kann.

beschrieben worden, *Entoconcha mirabilis* Müller (6) und *Entocolax ludwigi* Voigt (10) [1]); diese beiden Arten zeigen eine so abweichende Form, dass man sie — ohne die Embryologie zu kennen — kaum als Mollusken erkennen würde. Und obwohl die ursprünglichen Untersuchungen über diese Arten mit der grössten Sorgfalt ausgeführt wurden, können sie doch nicht als eine genügende Grundlage betrachtet werden für ein volles Verständniss der Bedeutung der verschiedenen Organe, da die Untersuchung über *Entoconcha mirabilis* schon im Jahre 1852 vorgenommen wurde, also ohne die Hülfsmittel der modernen Technik, und da Voigt's Beschreibung von *Entocolax ludwigi* nur auf der Beobachtung eines einzigen Individuums fusst. In Betreff dieser beiden Arten stehen daher eine Reihe Fragen unbeantwortet, und man hat für die verschiedensten Deutungen noch freies Feld.

Fig. B, a

b

Fig. B. Entwicklung von Scheinfuss und Scheinmantel bei Ektoparasiten.
a *Tycha ectoconcha* (nach Sarasin); b *Stilifer linckiae* (nach Sarasin).
d Darm; *f* Fuss; *m* Mantel; *sf* Scheinfuss; *sm* Scheinmantel.

1) Später ist eine vorläufige Beschreibung einer neuen Art, *Entocolax schiemenzi* Voigt, im Zool. Anz., V. 24, No. 643 erschienen.

Ein interessanter Versuch einer solchen Deutung wurde von Schiemenz (8) gemacht. Er glaubt, zwischen den Ektoparasiten *Tycha ectoconcha* und *Stilifer linckiae* Sarasin einerseits und den Entoparasiten *Entocolax* und *Entoconcha* andrerseits einen phylogenetischen Zusammenhang zu finden, und zwar so, dass die Ektoparasiten während eines immer tiefern Eindringens in die Haut des Wohnthiers sich in Entoparasiten verwandelt haben. Ihre Anatomie ist indessen einer vollständigen Umwandlung unterworfen worden, indem sich die parasitischen Organe — Scheinmantel und Scheinfuss — immer stärker entwickelten, bis sie schliesslich den wesentlichsten Theil der Oberfläche des Thiers ausmachten, während alle andern Organe dem entsprechend reducirt wurden, übereinstimmend mit den nunmehrigen Forderungen der parasitischen Lebensweise.

Obschon auch der hier beschriebene neue Entoparasit, *Enteroxenos östergreni*, sich unschwer in Schiemenz's Schema einfügen liesse — vielleicht als das letzte Glied der Reihe —, so finde ich doch in den Resultaten meiner Untersuchung keinen Anlass dazu. In der Ontogenie des *Enteroxenos* — soweit sie bekannt ist — findet man nichts, was auf eine Scheinmantelbildung hindeuten könnte, und wenn auch keine einzelne Thatsache die Schiemenz'sche Hypothese direct widerlegt, so giebt doch die ganze Entwicklung ein Bild, das sehr verschieden ist von dem, was uns dieselbe vorführt.

Ich halte es überhaupt nicht für möglich, auf dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntnisse eine wohl begründete Auffassung bezüglich der Phylogenie der entoparasitischen Gastropoden auszusprechen; hierfür ist das Material an Beobachtungen viel zu klein, und wenn auch künftige Untersuchungen vielleicht die Wahrheit der Schiemenz-schen Hypothese darthun werden, so finde ich doch, dass die Lücke in der Kenntniss der Ontogenie der Entoparasiten ausgefüllt werden muss, ehe man berechtigt ist, deren Organe als homolog zu betrachten mit denjenigen der frei lebenden Mollusken oder sogar der Ektoparasiten.

Auf der andern Seite sind die drei bis jetzt bekannten Entoparasiten in vielen Beziehungen unter sich ähnlich, und ich würde mich dann vorläufig darauf beschränken, einen Vergleich zwischen diesen anzustellen, ohne auf die Ektoparasiten Rücksicht zu nehmen.

Entocolax ludwigi[1]) lag nur in einem einzigen Exemplar vor,

1) Nachdem mein Manuscript schon eingeliefert war, ist es zu meiner Kenntniss gekommen, dass Voigt 2 Exemplare einer andern

und sein Bau wurde — so weit es an dem einen nicht sehr gut conservirten Exemplar möglich war — mit grosser Sorgfalt von VOIGT untersucht.

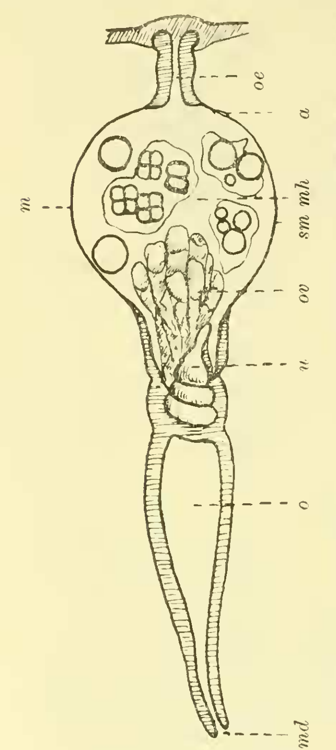


Fig. C. Uebersichtsbild über die Organisation von *Entocolax ludwigi* (nach VOIGT).
a Athemloch; *m* (*sm*) Mantel; *mh* Mantelhöhle; *o* Organ unbekannter Function; *oe* Oesophagus; *ov* Ovarium; *u* Uterus.
Deutung der Organe nach SCHIEMENZ:
a Oeffnung zwischen Scheinfuss und Scheinmantel; *m* Scheinfuss; *mh* Scheinmantelhöhle; *o* Darm (*md* Mund); *oe* Fussdrüse; *ov* Ovarium; *sm* Scheinmantel; *u* Uterus.

Ein genaues Studium seiner Beschreibung und seiner Abbildungen verschaffte mir den Eindruck, dass die Darstellung der wirklichen Verhältnisse in allen Punkten zuverlässig war, wenn auch seine Deutung der Organe in verschiedenen Richtungen Einwände zulässt.

VOIGT's Auffassung [1]) ist die, dass der Parasit mit seinem vordersten Ende an das Wohnthier angeheftet sei (s. Fig. C) — in dieser Partie findet er die Mundöffnung und das vorderste Darmstück. Die kuglige Anschwellung betrachtet er als modificirte Mantelhöhle, und die Einstülpung am hintersten Ende des Thiers ist er geneigt, als „ein unserm Parasiten eigenthümliches Organ anzusehen, welches sich bei den übrigen Gastropoden nicht findet".

Die Generationsorgane bestehen aus Ovarium und Oviduct, der am Grund eines Uterus einmündet, welch letzterer sich wieder in die

---

Entocolax-Art untersucht hat, und dass er dadurch seine frühern Beobachtungen zum Theil berichtigen und ergänzen konnte. Er war auch so freundlich, mir die Hauptresultate brieflich mitzutheilen und Skizzen und Photographien seiner Abbildungen zu schicken; und da eine vorläufige Mittheilung seiner Resultate schon erschienen ist (11), konnte ich aus meinem Manuscript einzelne Erwägungen auslassen, die durch seine neuen Untersuchungen überflüssig geworden waren.

1) Nach seinen neuesten Untersuchungen ist VOIGT in der Hauptsache zu dem Standpunkt übergetreten, der von SCHIEMENZ eingenommen wird, und die SCHIEMENZ'sche Hypothese kommt so jetzt allein in Frage.

Mantelhöhle öffnet. Gerade am Eintritt des Oviducts in den Uterus endigt auch ein offener Canal, der von einem Receptaculum seminis herkommt. In der Nähe vom Uterus mündet auch ein sackförmiges Organ, das als Niere gedeutet wurde.

Im Gegensatz zu obiger Meinung verlegt nun SCHIEMENZ (8) in Uebereinstimmung mit seiner Hypothese die Mundöffnung des Parasiten an das Ende des Thiers, das frei in der Leibeshöhle des Wirthsthiers liegt. Nach seiner Ansicht führt der Mund in den blind endigenden Darmcanal, und in der kugligen Auftreibung erblickt er nicht die Mantelhöhle, sondern eine von den stark entwickelten Organen, dem Scheinmantel und Scheinfuss, umgebene Scheinmantelhöhle, wobei Scheinmantel und Scheinfuss, abgesehen von einer kleinen Oeffnung, vollkommen zusammengewachsen sind.

Hinsichtlich der Erklärung der Generationsorgane stimmen die Verfasser im Wesentlichen mit einander überein, obschon ihre Auffassungen in einzelnen Punkten bezüglich des Baues und des Befruchtungsprocesses einander widersprechen.

Den cylindrischen Theil des *Entocolax*, mittels dessen er angeheftet ist, betrachtet SCHIEMENZ als den stark modificirten Fuss, und den Canal, der diesen durchbohrt, sieht er als eine Fussdrüse an. Um diese nicht offen in die Scheinmantelhöhle münden zu lassen, setzt er die Existenz einer Haut zwischen den beiden Hohlräumen voraus, eine Annahme, zu welcher er, meiner Meinung nach, kaum eine Berechtigung hatte.

Aus VOIGT's Beschreibung geht nämlich hervor, dass er gerade diese Stelle einer besonders genauen Untersuchung unterworfen hat, da die offene Verbindung auch ihm auffallend erschien, und um so weniger wahrscheinlich wird es, dass er eine solche Haut, oder Fragmente derselben, übersehen haben sollte, wenn man bedenkt, dass diese ihrer Natur nach aus allen verschiedenen Elementen zusammengesetzt sein müsste, die sonst in den Wänden der kugligen Anschwellung vorhanden sind [1])

In so weit steht die SCHIEMENZ'sche Deutung auf einer falschen Basis, als die Annahme dieser Haut ein wesentliches Glied seiner Hypothese bildet. Der Canal, der in die kuglige Auftreibung hineinführt, kann ohne einen solchen Abschluss nach innen nicht als Fuss-

1) Durch VOIGT's erneuerte Untersuchung ergiebt sich auch thatsächlich, dass SCHIEMENZ in seiner Voraussetzung Unrecht hatte. Auch bei *Entocolax schiemenzi* stehen beide Hohlräume in offener Verbindung

drüse gedeutet werden — was schon KÜKENTHAL aus andern Gründen angedeutet hat —, sondern nur als der äusserste Abschnitt der Scheinmantelhöhle. Und dann erhebt sich die neue Frage von der Bedeutung der kleinen seitlichen Oeffnung des *Entocolax.* Spielt diese irgend eine Rolle im Leben des Parasiten, z. B. beim Ausschlüpfen der Larven, so könnte sie ja als eine Neubildung betrachtet werden und würde nicht störend für die Hypothese sein; aber wenn sie jetzt functionslos ist und als ein Rudiment betrachtet werden muss, dann finde ich, steht sie als ein Fragezeichen bezüglich der Richtigkeit derselben da.

Um dies entscheiden zu können, fehlt es noch an Beobachtungen [1]; und da die Resultate meiner Untersuchung über *Enteroxenos* auch keine Antwort auf die Frage nach der Phylogenie der Entoparasiten ermöglichen, so lasse ich diese vorläufig offen und beschränke mich im Folgenden darauf, einen Vergleich zwischen *Entocolax* und *Enteroxenos* zu ziehen, in so fern als die aus dem reichern Material des letztern gewonnenen Resultate auch zur Aufhellung dunkler Punkte bei dem erstern dienen könnten.

Bei *Entocolax ludwigi* findet sich eine dünnwandige kuglige Auftreibung, in welcher die Eier ihre Entwicklung beginnen und die von SCHIEMENZ als Scheinmantelhöhle gedeutet ist. Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* macht es wahrscheinlich, dass diese Auftreibung keine constante Bildung ist.

Ich habe früher geschildert, wie sich das Aussehen des *Enteroxenos* während des Wachsthums verändert; während die jungen Parasiten eine vollständig gleichförmige Oberfläche darbieten und von einer dichten, weissgelben Haut bedeckt sind, zeigen die ältern Exemplare, in deren Centralhöhle Eier und Larven gefunden werden, oft stark aufgetriebene, von einer dünnen, durchsichtigen Haut eingeschlossene Partien.

Diese blasenförmigen Anschwellungen treten ganz ohne Regelmässigkeit auf und sind von verschiedener Grösse; nur scheint es, als ob sie während des Wachsthums sowohl an Zahl als an Grösse zunehmen. Es zeigt sich immer, dass Eier und Larven sich vorzugsweise innerhalb dieser Stellen vorfinden, während die oft stark contrahirten Stücke zwischen den Blasen solche nicht aufweisen. Diese Bildungen bei *Enteroxenos* nun zeigen eine so auffallende Aehnlich-

1) Ob die seitliche Oeffnung bei *E. schiemenzi* vorhanden ist, geht aus VOIGT's Mittheilung nicht mit Sicherheit hervor.

keit mit der kugligen Auftreibung bei *Entocolax*, dass man die Analogie beider kaum bezweifeln kann; und die Annahme liegt dann nicht fern, dass sie sich auch in derselben Weise entwickelt haben.

Vergleicht man die ältesten Individuen des *Enteroxenos* mit solchen, deren Eier und Sperma noch in den respectiven Organen

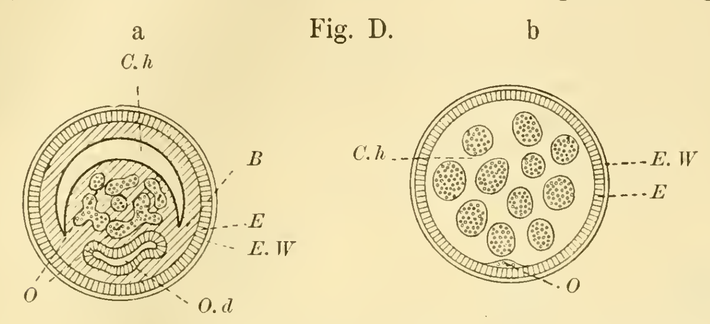


Fig. D. Schematische Querschnitte durch: a junges und b altes Individuum von *Enteroxenos*.
B Bindegewebe; *C.h* Centralhöhle; *E* Epithel; *E.W* Endothel des Wirths; *O* Ovarium; *Od* Oviduct.

eingeschlossen sind, so wird man einen solchen Unterschied finden, dass man beim ersten Anblick kaum glauben wird, dass man es mit Individuen derselben Art zu thun habe. Die jungen Individuen zeigen einen Querschnitt, wie in Fig. D, a dargestellt, wo man eine Ovarialzone und einen dünnen Ueberzug unterscheiden kann, beide durch die enge Centralhöhle getrennt, während man bei den ältern Thieren (Fig. D, b) nur einen kreisförmigen, von einer dünnen Haut ausgekleideten und theilweise mit Eiern und Larven angefüllten Hohlraum bemerken kann.

Die Verwandlung wird in dem Augenblick eingeleitet, wo die Eier von dem Ovarium in die Centralhöhle entleert werden. Von diesem Moment an nimmt die Ovarialregion immer an Dicke ab, während die Centralhöhle, in welcher sich Eier und Larven entwickeln, immer grösser wird, bis bei den ältesten Individuen das Ovarium zu einer kaum sichtbaren Verdickung auf der sonst gleichförmig gebildeten Haut zusammengeschrumpft ist, welches letzte Ueberbleibsel auf den am stärksten aufgetriebenen Partien auch nicht mehr zu sehen ist.

Nimmt man nun einen ähnlichen Entwicklungsgang auch bei der kugligen Anschwellung des *Entocolax* an, dann könnte man die Existenz eines Jugendstadiums dieser Parasitengattung voraussetzen, in welchem noch keine solchen Auftreibungen vorhanden sind und in dem man auch vielleicht zwischen einer verdickten Ovarialregion auf der

einen und einem von dieser scharf abgegrenzten dünnen Ueberzug auf der andern Seite unterscheiden kann. Dadurch würde die kuglige Auftreibung an und für sich ihre Bedeutung verlieren, indem sie nur als eine Folge der beginnenden Degeneration der alten Individuen zu betrachten wäre [1]).

Unter der Voraussetzung, dass das bis jetzt bekannte Stadium des *Entocolax* den ältern Entwicklungsstufen des *Enteroxenos* entspricht und dass beide aus einander ähnlichen Jugendstadien hervorgegangen sind, lässt sich auch ein weiterer Vergleich zwischen beiden Arten anstellen, wie in Fig. E gezeigt ist.

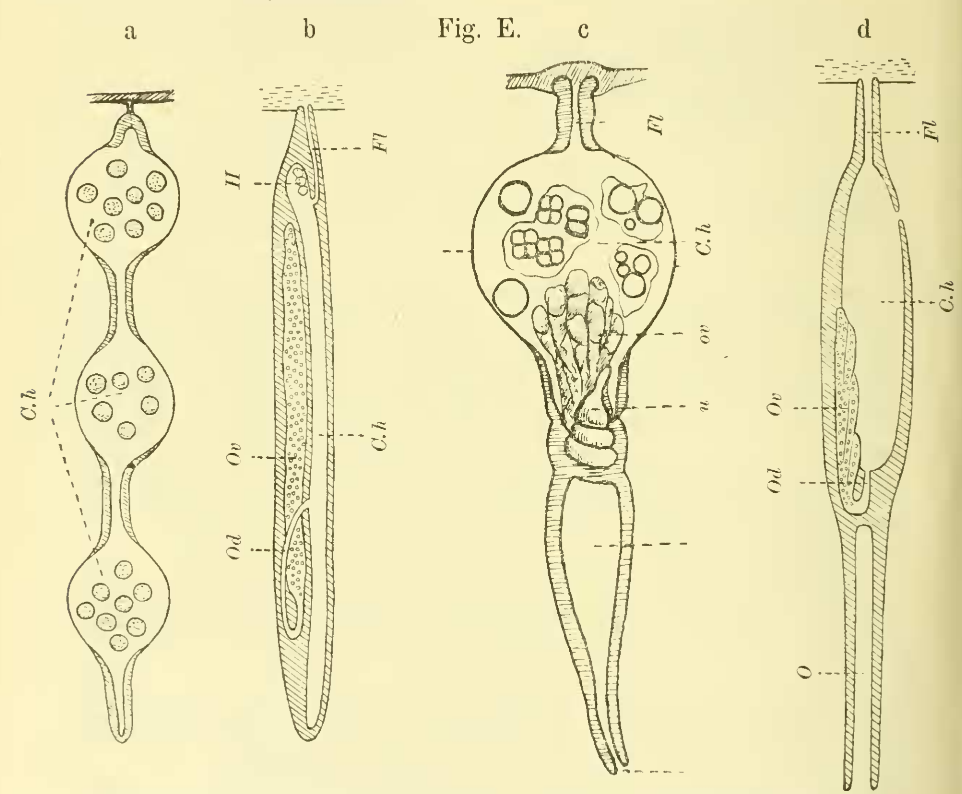


Fig. E, a—b. Schematische Längsschnitte durch: a altes und b junges Individuum von *Enteroxenos*.

c—d. Ebensolche durch: c *Entocolax ludwigi*, und d hypothetisches Jugendstadium von demselben.

---

1) Bei beiden Individuen der neuen Art *E. schiemenzi* ist diese sackförmige Erweiterung weniger scharf begrenzt, und Voigt hat selbst in einem Briefe die Vermuthung ausgesprochen, dass sie durch ein An-

In diesem Falle würde die kuglige Auftreibung bei *Entocolax* seine erweiterte Centralhöhle repräsentiren. Der Canal zwischen dem festgehefteten Ende und der Centralhöhle würde dem Flimmercanal entsprechen, dessen innere Oeffnung in Folge der kugligen Anschwellung der Centralhöhle auch stark erweitert wäre.

Die Generationsorgane haben bei *Entocolax* eine viel geringere Veränderung erfahren, als dies bei *Enteroxenos* der Fall ist; aber man findet auch hier das Ovarium als ein verzweigtes Rohr, das proximalwärts blind endigt und an seinem distalen Ende in einen Oviduct und Uterus übergeht, der nach einer hufeisenförmigen Umbiegung in die Centralhöhle einmündet. Die Befruchtung geschieht im Uterus von einem Receptaculum seminis aus, während sie bei *Enteroxenos* in der Centralhöhle vor sich geht.

Während des Vergleichs mit *Enteroxenos* drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob *Entocolax* wirklich getrennt geschlechtlich sei und nicht wie *Enteroxenos* ein Hermaphrodit? Entweder müssten dann die Hoden nur bei jungen Individuen von *Entocolax* vorhanden sein, um nach der Ueberführung der Spermatozoen in das Receptaculum seminis zu degeneriren [1]), oder irgend einem der schon beschriebenen Organe wäre eine falsche Bedeutung zugelegt worden, während es in Wirklichkeit als ein Hoden zu deuten wäre.

Bei *Enteroxenos* sind die Hoden sehr schwer zu erkennen, wenn man nicht zufällig ein Individuum zur Verfügung hat, das gerade vor der Geschlechtsreife steht. Spermatozoen sind da nur sehr kurze Zeit zu finden, und sie zeigen keine Verbindung mit dem dünnen Epithel, das die Hodenwand bildet. Nach der Entleerung der Spermatozoen degeneriren die Hoden sehr bald, so dass sie bei den völlig erwachsenen Thieren kaum mehr zu finden sind.

Unter den bei *Entocolax* beschriebenen Organen wäre dann in erster Reihe an das Receptaculum seminis zu denken; wäre es vielleicht möglich, dass dies einen Hoden repräsentirt? Voigt spricht sich hierüber folgendermaassen aus (10, p. 675): „Dass das Receptaculum seminis wirklich ein solches und nicht ein Hoden ist, geht aus den histologischen Befunden klar hervor. Es finden

---

schwellen des Eierstocks entstanden sei und wahrscheinlich noch weiter ausgedehnt werden würde.

1) Nach Voigt's neuen Untersuchungen ist diese Möglichkeit ausgeschlossen. Er hatte nämlich von *E. schiemenzi* 2 Exemplare zur Verfügung, von denen das eine noch nicht geschlechtsreif war; und hier müssten in dem erwähnten Fall die Hoden zu finden sein.

sich nur ausgebildete Samenkörper in ihm, die Zellen seiner Wandung bilden ein gleichmässiges, deutliches Epithel, an welchem keine Spur einer Umbildung zu Samenelementen zu erkennen ist."

Dasselbe könnte man zu einer gewissen Zeit auch von den Hoden bei *Enteroxenos* sagen; doch scheint die Form und Lage des von Voigt beschriebenen Organs darauf hinzudeuten, dass es wirklich ein Receptaculum seminis ist.

Eine andere Möglichkeit [1]) wäre die, dass die räthselhafte „Tasche" des *Entocolax* fälschlich als eine Niere gedeutet sei. Die histologischen Befunde sprechen auch hier weder für noch gegen eine Deutung derselben als Hoden, und dass keine Spermatozoen darin zu finden waren, besagt ja auch nichts, da das Receptaculum seminis schon gefüllt und die Befruchtung weit vorgeschritten war.

Anhang zu dem Vergleich zwischen *Entocolax* und *Enteroxenos*.

Das eine Exemplar von *Entocolax ludwigi*, das Voigt zuerst zu seiner Verfügung hatte, war nicht so gut conservirt, dass Voigt über den Bau der Körperwand ins Klare kommen konnte, und ich habe es daher für besser gehalten, über diesen Punkt neue Untersuchungen abzuwarten, ehe ich den Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* weiter führte. — Jetzt ist diese Lücke ausgefüllt durch Voigt's neueste Untersuchungen über *E. schiemenzi*, und da er so freundlich war, mir, ausser einer Abschrift des Manuscripts zu seiner vorläufigen Mittheilung, auch Photographien mehrerer Zeichnungen zu überlassen, bin ich schon jetzt zu einem Vergleich der beiden Genera in den Stand gesetzt. Bei *Entocolax* besteht die Körperwand (nach Voigt) aus 5 Schichten: 1) einem einschichtigen Epithel, das auf 2) einer structurlosen Basalmembran sitzt; darunter folgen 3) eine Ringmuskel- und 4) eine Längsmuskelschicht, und endlich 5) eine dünne Lage von Bindegewebe.

---

1) Nach Voigt's Mittheilung über *E. schiemenzi* wird diese Lösung wahrscheinlicher. Die „Niere" mündet hier neben der Vagina, zeigt bei dem einen ganz jungen Exemplar den gleichen Bau wie bei *E. ludwigi* und ist bei den ältern, geschlechtsreifen degenerirt. Auf meine Frage, ob Voigt die Möglichkeit für ausgeschlossen halte, dass dieses Organ als Hoden zu deuten sei, hat er mir brieflich geantwortet, dass er nach einer Revision der betreffenden Schnitte „keine bestimmten Anhaltspunkte gewonnen habe, welche dafür sprächen" — doch „wüsste er vorläufig keine Gründe anzuführen, die verhindern würden, das Organ als Hoden zu deuten, ausser etwa den Mangel eines Copulationsorgans".

Ein Blick auf meine Taf. 37, Fig. 9 zeigt, dass in Bezug auf die Körperwand eine grosse Aehnlichkeit zwischen beiden Arten vorhanden ist. Bei dem geschlechtsreifen *Enteroxenos* findet man dieselben Schichten in derselben Anordnung wie bei *Entocolax*; nur kommt bei *Enteroxenos* noch ein äusserster, dem Wirth angehörender Ueberzug dazu.

Die Epithelschicht ist bei *Entocolax* stark gefaltet, während sie bei *Enteroxenos* glatt und aus relativ viel höhern Zellen zusammengesetzt ist. Aehnliche unwesentliche Unterschiede zeigen auch die andern Zellenschichten der Körperwand; aber im Ganzen spricht der Bau derselben zu Gunsten einer Annahme von Verwandtschaft zwischen den beiden Formen [1]).

Entoconcha mirabilis Müller ist der am längsten bekannte entoparasitische Gastropode, der von Johs. Müller im Jahre 1852 und später von Alb. Baur im Jahre 1864 beschrieben wurde. Obgleich Beider Aussagen wohl übereinstimmen in den Punkten, welche die groben Züge der Anatomie des Thiers betreffen, zeigen doch einzelne Abweichungen ihrer Auffassung der feinern Structur, dass eine neue Untersuchung mit den Hülfsmitteln der modernen Technik abzuwarten ist, ehe man sich ein ganz deutliches Bild von *Entoconcha* verschaffen kann.

Nach den erwähnten Forschern sitzt sie mit ihrem vordersten Ende an einem Darmgefäss bei *Synapta digitata* derart angeheftet fest, dass der Mund des Parasiten sich im Innern des Gefässes öffnet. Der Darmcanal endigt blind, und der übrige Theil des Thiers wird von einem nach hinten offenen Schlauch gebildet, in dessen Innern die Generationsorgane sich befinden.

Schon aus einem Vergleich der Embryologie der beiden Arten *Entoconcha* und *Enteroxenos* scheint es, dass sie mit einander ziemlich nahe verwandt sind.

Die Resultate der ersten Furchungen des Eies sind bei beiden Arten vollständig gleich (vgl. Taf. 38, Fig. 21—25 mit Müller's tab. 5, fig. 10—13), und man ist in Folge dessen auch wohl berechtigt, anzunehmen, dass die Furchungen in derselben Weise bei beiden vor sich gegangen sind. Wenn die Beschreibungen dieses Processes trotzdem nicht ganz übereinstimmen, dann glaube ich, den Grund darin

1) Eine schematische Darstellung aller drei Entoparasiten folgt am Schluss dieses Capitels.

suchen zu müssen, dass MÜLLER's Material nicht die Beobachtung aller verschiedenen Stadien gestattete, die nöthig sind, um ein Gesammtbild der ersten Entwicklung des Eies zu erhalten.

Im Folgenden führe ich seine Erörterungen über diesen Punkt an (p. 17): „Wenn 4 grosse Furchungskugeln vorhanden sind, so sind auf der einen Seite über der Mitte des Furchungskreuzes auch schon 4 kleine, durchsichtige Furchungskugeln, jede mit ihrem kleinern, hellen Kern, entstanden, ... Wie sie aus den grossen Dotterballen entstehen, konnte nicht beobachtet werden; . . . . Die 4 ersten durchsichtigen Furchungskugeln oder ersten Zellen vermehren sich schnell zu 8, 16 und mehr, während die 4 grossen, undurchsichtigen Dotterballen bleiben."

Dies schliesst ja nicht aus, dass der Process in Wirklichkeit in derselben Weise bei *Entoconcha* stattgefunden habe, wie ich ihn oben bei *Enteroxenos* beschrieb, nämlich auf die Art, dass nicht nur die erste Gruppe von 4 Mikromeren, sondern auch die zweite und die dritte von den Makromeren abgeschnürt wurde, bevor eine Theilung der Mikromeren begann.

Die ersten Stadien der embryonalen Entwicklung bei beiden Entoparasiten sind also nicht allein unter sich vollständig gleich, sondern man findet in ihrem Furchungsprocess die typische Grundform der ersten Entwicklung aller Gastropoden wieder.

Ebenso ist auch der Bau der völlig ausgebildeten Larven bei *Entoconcha* und *Enteroxenos* sehr ähnlich. Fuss- und Velarbildungen sind dieselben, nur fehlen bei letzterm die steifen Borsten auf dem Velum und ebenso „das eigenthümlich bewimperte Zäpfchen des Fusses".

Dagegen zeigt sich bei beiden Arten der Fuss „in der Mitte quer eingeknickt und aus 2 Lappen bestehend", und bei beiden nimmt man „in der Mitte der Einknickung des Fusses eine Art Papille mit einer Oeffnung wahr, in der man eine Wimperbewegung beobachten kann".

Bei *Enteroxenos* führt diese Oeffnung in eine Drüsenbildung hinein, was wahrscheinlich auch bei *Entoconcha* der Fall ist.

Auch im Uebrigen sind die Larven der beiden Arten übereinstimmend, sowohl bezüglich der Entwicklung der innern Organe als hinsichtlich der äussern Gestalt. Nur weist die Schale bei *Entoconcha* einen deutlichen asymmetrischen Bau auf, während sie bei *Enteroxenos* nur in einer Ebene gewunden ist und eine vollständig bilaterale Symmetrie besitzt.

Bezüglich der Reduction der Molluskenorgane steht die geschlechtsreife *Entoconcha* ungefähr auf derselben Stufe wie *Enteroxenos*.

Es ist von Interesse, einen Vergleich zwischen den Generationsorganen beider Arten anzustellen, speciell weil sich eine auffallende Aehnlichkeit ihres Baues zeigt.

Das Ovarium erscheint bei beiden als ein hufeisenförmig gebogenes Rohr, mit einem langen und einem kurzen Zweig. In dem langen, blind endigenden Zweig werden die Eier entwickelt; er liegt längs der einen Seite des Thiers und besitzt in seiner ganzen Länge eine Reihe Tförmiger Ausbuchtungen, während der kurze Ast nicht verzweigt und stark secernirend ist.

Bei *Enteroxenos* ist es unzweifelhaft, dass wir es in dem langen Zweig des Rohres mit dem Ovarium zu thun haben, welches unter hufeisenförmiger Umbiegung in den Oviduct übergeht, der sich wieder in den grossen Hohlraum im Innern des Thiers öffnet. Und ich bin geneigt, zu glauben, dass das Verhältniss bei *Entoconcha* dasselbe ist. Freilich erklären sowohl Müller als Baur, keine Oeffnung an dem umgeschlagenen Zipfel gefunden zu haben, aber mittels der Technik jener Zeit wäre es fast unmöglich gewesen, eine solch feine Oeffnung nachzuweisen, wenn sie nicht zufällig während der Entleerung der Eier erweitert wäre.

Schiemenz hat schon früher dieselbe Ansicht geäussert, und die völlig entsprechenden Verhältnisse bei *Enteroxenos* scheinen die Richtigheit seiner Annahme zu bestätigen.

Betreffs der männlichen Geschlechtsorgane bei *Entoconcha* herrscht noch grosse Unklarheit. Die beiden ersten Untersucher, Müller und Baur, erwähnen die Hoden als eine Ansammlung unter sich vollständig freier Kugeln, in deren Innerm sich Spermatozoen in allen verschiedenen Entwicklungsstufen finden. Diese Kugeln werden immer in einer Gruppe innerhalb einer erweiterten Partie des Schlauchs gefunden, wenig von dem hintern Ende entfernt, und stehen mit der Wand des Schlauchs in keiner Verbindung. Dessen ungeachtet erwähnt Baur, dass sie durch eine Art von Knospung aus dieser entstehen.

Diese sonderbare Bildung, die von Müller und Baur als die Hoden der *Entoconcha* betrachtet wird, hält später Schiemenz für Spermatophoren oder sogar für Zwergmännchen, und man weiss dann nicht, ob *Entoconcha* als ein Hermaphrodit oder als getrennt geschlechtlich zu erklären sei.

Schon bei einer ganz oberflächlichen Betrachtung des Auftretens der Kugeln erheben sich jedoch Fragen, die von dem Standpunkt

aus, dass *Entoconcha* getrennt geschlechtlich sei, schwer zu beantworten sind.

Zuerst fragt man sich, in welcher Weise eine Befruchtung vor sich gegangen sein könne, besonders in den vielen Fällen, in denen nur ein einzelner Parasit das Wirthsthier bewohnt. Auf diese Frage sind verschiedene Lösungen möglich, z. B. auch diejenigen, die hinsichtlich des *Entocolax* aufgestellt worden sind, nämlich dass der Befruchtungsprocess schon in dem Augenblick vollzogen gewesen sei, in dem die Larve in das Wirthsthier eingedrungen ist, — oder Zwergmännchen könnten selbständig in die Leibeshöhle des Wirths und in das Weibchen hineindringen. Aber alle diese Erklärungen sind nur Vermuthungen, welche jeder auf thatsächliche Beobachtungen sich gründenden Stütze entbehren und folglich nur geringes Interesse erwecken können.

Aber selbst zugegeben, eine Befruchtung habe auf eine noch völlig unbekannte Weise stattgefunden, so erhebt sich doch wieder eine neue Schwierigkeit bei einer nähern Betrachtung der Spermatophoren, die durch einen solchen Vorgang in die *Entoconcha* hineingelangt sein sollten, nämlich die: Warum treten diese Kugeln immer nur in einem Haufen gesammelt und nur an einer bestimmten Stelle im Innern dieses langen, flimmernden Schlauches auf? Sie sollen von aussen durch die hintere Oeffnung des Schlauchs hineingedrungen sein, müssen sich also von hier bis zu der Stelle vorwärts bewegt haben, an der sie immer gefunden werden. Was hat dieselben denn veranlasst, eben an dieser Stelle zu bleiben?

Die Flimmerbedeckung setzt sich ganz nach vorn in dem Schlauch fort. — Die Kugeln stehen mit den Wänden desselben in keinerlei Verbindung, auch sind sie in keiner Weise unter sich vereinigt, und der Querschnitt jeder einzigen Kugel ist bedeutend kleiner als der des Schlauchs.

Die Anschwellung des Schlauchs ist auch gewiss keine primäre Bildung, sondern wird erst gerade in Folge dieser Ansammlung der Kugeln an einer bestimmten Stelle hervorgebracht [1]). — Es scheint also gar kein Hinderniss zu existiren für die gleichmässige Verthei-

1) Bei Betrachtung von MÜLLER's Abbildungen sieht man bei den jüngsten Individuen keine Auftreibung und auch nicht bei solchen, deren Eier schon im Furchungsprocess begriffen sind; man findet sie überhaupt nur zu der Zeit, wo die kugelförmigen Bildungen innen im Thier vorhanden sind.

lung der Kugeln in dem ganzen Schlauch, und wenn dies eben nie vorkommt, so deutet dieser Umstand darauf, dass die Kugeln nicht von aussen hineingebracht, sondern dass sie vielmehr an der Stelle des Schlauchs entstanden sind, wo man sie immer antrifft, dass sie also Bestandtheile des Parasiten sind und dass dieser ein Hermaphrodit ist.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* begünstigt diese Auffassung, und man kann sich auch durch diese Nebeneinanderstellung eine Vorstellung machen von der Art und Weise, wie diese eigenthümlichen Hoden der *Entoconcha* sich entwickelt haben.

Wir begegneten nämlich bei dem bald geschlechtsreifen *Enteroxenos* ganz ähnlichen Gebilden, blasenförmigen Anhängseln an der Wand der Centralhöhle, mit dünnem Epithel ausgekleidet, in deren Innerm die Entwicklung der Spermatozoen vor sich gegangen ist.

Es war keine offene Verbindung vorhanden zwischen diesen Blasen und andern Theilen des Parasiten, aber sie waren doch nicht ganz von jedem Zusammenhang mit dem Epithel der Centralhöhle losgelöst. Man kann nun eine ähnliche Entwicklung der Kugeln bei *Entoconcha* annehmen, nur mit dem Unterschied, dass die einzelnen Blasen hier nach und nach ganz abgeschnürt werden, während sie bei *Enteroxenos* an ihrer Ursprungsstelle angeheftet bleiben.

In dieser Weise erklärt sich auch die wechselnde Zahl der in den verschiedenen Individuen der *Entoconcha* vorhandenen Kugeln, indem sie, wie Baur angedeutet hat, „durch eine Art Knospung“ der Wände des Schlauchs entstehen.

Bei einem Vergleich zwischen *Entoconcha* und *Enteroxenos* liegt es nahe, die Centralhöhle des letztern als analog mit dem flimmerbedeckten Schlauch bei *Entoconcha* zu betrachten; aber die Anordnung der Generationsorgane in diesen Hohlräumen ist bei beiden eine ganz verschiedene.

Das Ovarium mit dem Oviduct erscheint bei beiden Gattungen als hufeisenförmig gebogenes Rohr; aber während die zwei Aeste des Rohrs bei *Enteroxenos* am distalen [1]) Ende des Thiers in einander übergehen und das lang gestreckte Ovarium proximalwärts blind endigt, stehen bei *Entoconcha* die beiden Zweige am proximalen Ende

---

1) „Proximal“ und „distal“ sind in Beziehung auf die gewöhnlichen Festheftungsstellen zu den Wirthsthieren beider Parasiten verwendet.

des flimmernden Schlauchs in Verbindung, und das Ovarium dehnt sich nach hinten aus.

Derselbe Gegensatz bietet sich uns dar bei einer Betrachtung der Hoden. Bei *Enteroxenos* liegen sie im proximalen Theil der Centralhöhle, während sie sich bei *Entoconcha* weit distalwärts in dieser befinden — bei beiden also in demselben Verhältniss zum Ovarium.

Bei der grossen Aehnlichkeit der hermaphroditen Generationsapparate der Gattungen *Enteroxenos* und *Entoconcha* scheint dieser Gegensatz ihrer Stellung im Verhältniss zur Längsaxe des Thiers darauf hinzudeuten, dass die festgehefteten Enden der beiden nicht einander entsprechen, sondern dass vielmehr das proximale Ende des *Enteroxenos* dem distalen von *Entoconcha* analog ist, und umgekehrt.

Um einen Vergleich zwischen beiden Gattungen zu erleichtern, habe ich sie in Fig. F schematisirt und so gestellt, dass die Generationsorgane bei beiden gleich gelegen sind, und ich stelle hier auch wieder ein Schema von *Entocolax* dar, um meine Auffassung von dem Verhältniss dieser drei so eigenthümlich umgebildeten Gastropoden zu einander zu illustriren.

Als Grundlage für die Abbildung von *Entoconcha* habe ich den von Joh. Müller (6) beschriebenen Ausnahmefall gewählt, wo der Parasit nicht am Darmgefäss, sondern an der äussern Leibeshöhlenwand befestigt war (tab. b, fig. 3 *h*, fig. 4—5), und zwar mit dem sonst freien Ende.

Man findet bei allen dreien eine Centralhöhle, in deren Wände die Generationsorgane eingelagert sind. Diese sind bei *Entocolax* am wenigsten umgebildet, während sie bei *Entoconcha* und *Enteroxenos* unter sich eine auffallende Aehnlichkeit zeigen; das Ovarium wird bei allen dreien von einem verzweigten und proximalwärts blind endigenden Rohr gebildet, das am distalen Ende der Centralhöhle unter Uförmiger Umbiegung in einen Uterus übergeht. Dieser mündet in die Centralhöhle aus. Proximalwärts steht die Centralhöhle durch einen engen „flimmernden Canal“ mit der Aussenwelt in Verbindung. Am distalen Ende findet sich bei *Entocolax* und *Entoconcha* eine tiefe Einbuchtung, die sich bis nahe an das hintere Ende der Centralhöhle hin erstreckt, doch ohne mit dieser in offene Verbindung zu treten. Eine solche Einbuchtung ist bei *Enteroxenos* nicht mehr zu finden, indem die Centralhöhle sich hier bis an das hinterste Ende hin erstreckt.

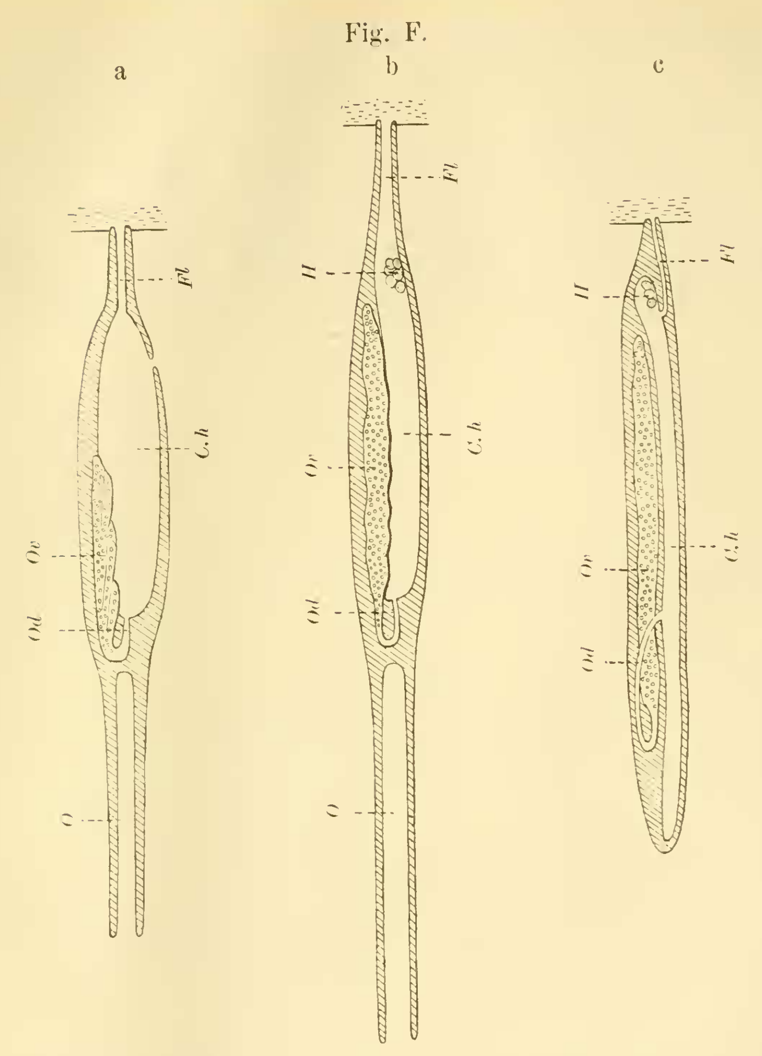


Fig. F. Schematische Längsschnitte von: a *Entocolax ludwigi*; b *Entoconcha mirabilis*; c *Enteroxenos östergreni.*

Es scheint mir nach dem oben Erwähnten unzweifelhaft, dass diese drei entoparasitischen Gastropoden unter sich ziemlich nahe verwandt sind, und jede Aufklärung bezüglich eines von ihnen wird auch zum bessern Verständniss der beiden andern beitragen.

Wenn es sich vielleicht nach zukünftigen Untersuchungen zeigen sollte, dass Schiemenz in seiner Annahme einer Abstammung von den

ektoparasitischen Gastropoden Recht hat, dann würde *Enteroxenos* als das letzte Glied seiner Reihe einzufügen sein. Seine ganze Oberfläche wäre dann von dem Scheinmantel gebildet, während der Darmcanal völlig rückgebildet wäre. Aber, wie schon oben gesagt, so weit als man aus der Ontogenie einer Art Schlüsse auf ihre Phylogenie ziehen darf, sprechen meine Resultate an *Enteroxenos* nicht zu Gunsten seiner Hypothese, und ich habe es für zweckmässig gehalten, vorläufig die verschiedenen Theile des Parasiten mit ganz neutralen Namen zu bezeichnen, um nicht den Erörterungen der Zukunft vorzugreifen.

Literaturverzeichniss.

1) Auerbach, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara, in: Jena. Z. Naturw., V. 30, 1896.

2) Baur, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Die Eingeweideschnecke (Helicorsyrinx parasita) in der Leibeshöhle der Synapta digitata, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 31, 1864.

3) Korschelt u. Heider, Lehrb. der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, 1893.

4) Kükenthal, Ergebnisse einer zool. Forschungsreise in den Molukken und Borneo, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, V. 22, 1896.

5) Lang, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie.

6) Müller, Johs., Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, in: Arch. Anat. Physiol., 1852.

7) Sarasin, Ueber zwei parasitische Schnecken, in: Ergebn. naturw. Forsch. Ceylon, 1887.

8) Schiemenz, Parasitische Schnecken, in: Biol. Ctrbl., V. 9, 1889.

9) Simroth, H., Mollusca, in: Bronn Class. Ord., V. 3.

10) Voigt, W., Entoconcha Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie, in: Z. wiss. Zool., V. 47, 1888.

11) —, Entocolax Schiemenzii n. sp., in: Zool. Anz., V. 24, 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 37—41.

Tafel 37.

Fig. 1. Geschlechtsreifes Individuum von *Enteroxenos*. Nat. Gr.

Fig. 2, Dasselbe Individuum, der Länge nach aufgeschnitten. Man sieht das zum Theil leere Ovarium, *O*, und in der Centralhöhle Kugeln mit Eiern. Nat. Gr.

Fig. 3. Darmstück des *Stichopus tremulus*, mit Parasiten von verschiedener Grösse. Wenig vergrössert.

Fig. 4. Altes Individuum von *Enteroxenos*. Nat. Gr.

Fig. 5. Kloake mit Wasserlungen von *Stichopus* und daran junge Individuen von *Enteroxenos*. *Cl* Kloake, *Wl* Wasserlungen.

Fig. 6. Längsschnitt durch das proximale Ende eines geschlechtsreifen *Enteroxenos*, der den Zusammenhang zwischen Wirth und Parasiten zeigt. *E.P* Epithel des *Enteroxenos*, *Fl* Querschnitt durch den Flimmercanal desselben, *D. W* Darmwand des Wirths, *P* Parasit.

Fig. 7. Kleines Stück von Fig. 6 stark vergrössert. (Mit Obj. Zeiss Apochr. 4,0 mm und Oc. 4 gezeichnet.) *B* Bindegewebe des *Enteroxenos*, *B. W* dasselbe des Wirths, *E.P* Epithel des *Enteroxenos*, *E. W* Endothel des Wirths, *M.W* Musculatur des Wirths.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Haut eines kaum geschlechtsreifen *Enteroxenos*. Vergr. wie Fig. 7. Bezeichnungen wie auf Fig. 6 u. 7; ausserdem: *K* keulenförmige Zelle, *T* tropfenähnliche Ansammlung in derselben, *St* Stützzellen.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Haut eines ältern Individuums. Vergr. und Bezeichnungen wie oben. Eine Ringmuskelschicht, *M*, ist auf diesem Stadium gebildet.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Flimmercanal. Vergr., wie oben (Fig. 7) angegeben. *E* Epithel des Canals, *B* Bindegewebe.

Fig. 11. Junge Larve des *Enteroxenos*. Man sieht Vorderdarm und Drüsenbildungen.

Fig. 12. Larve, die in die Schale eingezogen ist. *M.d* Mundöffnung.

Tafel 38.

Fig. 13—19. Bildung der Richtungskörper.

Fig. 20—28. 2—28zellige Stadien. Die Zahlen des einen Quadranten der Furchungskugel (Fig. 28) zeigen die Ordnung, in welcher die Zellen entstanden sind.

Fig. 29. Quadrant einer 32zelligen Furchungskugel.

Fig. 30. Gastrulastadium. *Fh* Furchungshöhle.

Fig. 31—32. Längsschnitte durch eine junge Larve; Fig. 32 ist median getroffen, Fig. 31 an der Seite. *Md* Mundöffnung, *Per* Anlage des Pericardiums.

Fig. 33—35. Schnitte durch ein etwas älteres Stadium. 33 medianer Längsschnitt; 34 Frontalschnitt (in der Richtung *a—b*, Fig. 32); 35 Querschnitt (in der Richtung *α—β*, Fig. 33); *Dr* grosse, *dr* kleine Drüse des Larvenfusses; *Dt* Dotterreste, *F* Fuss, *Per* Pericardialanlage, *S* Schale, *Vd* Vorderdarm.

Fig. 36. Medianer Längsschnitt durch eine in die Schale hineingezogene Larve. Bezeichn. wie oben. Ausserdem: *A* Stelle der Analöffnung, *D* entodermaler Darm, *Op* Operculum.

(Fig. 30—36 sind mit Zeiss, Apochr. 4,0 mm und Oc. 4 gezeichnet.)

Tafel 39.

Fig. 37—41. Querschnitte durch die Darmwand des *Stichopus tremulus*, um die jüngsten Stadien der postembryonalen Entwicklung von *Enteroxenos* zu zeigen. *A* Mündung des Flimmercanals in der Centralhöhle, *B* Bindegewebe des Parasiten, *B. W* Bindegewebe der Darmwand des Wirths. *C.h* Centralhöhle, *E. P* Epithel (Parasit), *E. W* Endothel (Wirth), *Fl* Flimmercanal, *M. W* Musculatur (Wirth), *O* Ovarialanlage, *O. d* Oviduct, *P* Parasit.

(Fig. 37—39 sind mit Zeiss, Apochr. 4,0 mm + Oc. 2 gezeichnet, Fig. 40 mit Obj. A. + Oc. 8 und Fig. 41 mit Obj. A. + Oc. 4.)

Fig. 42. Längsschnitt durch den proximalen Theil des *Enteroxenos*. *Md* Mündung des Flimmercanals auf der Oberfläche. 42a Mündung des Flimmercanals, stark vergrössert. Obj. Apochr. 4,0 mm, Oc. 4.

Fig. 43. Längsschnitt durch die distale Ovarialregion eines Individuums von 40 mm Länge, wo das Ovarium in den Oviduct übergeht. Obj. Zeiss A., Oc. 3. *E* Epithel der Haut, *E. C* Epithel der Centralhöhle, *O* Ovarium, *Od* Oviduct.

Fig. 44—46. Längsschnitte durch das Epithel vom Ovarium (44), vom Oviduct (46) und von der Uebergangsstelle zwischen beiden (45). Obj. Zeiss D., Oc. 4.

Tafel 40.

Fig. 47—49. Längsschnitte durch den proximalen Theil der Centralhöhle, um die erste Anlage der Hoden zu zeigen. Fig. 47 Obj. D.,

Oc. 4; Fig. 48—49 Obj. D., Oc. 2. *A* Ausmündung des Flimmercanals, *B* Bindegewebszellen, *B.M* Basalmembran, *C.h* Centralhöhle, *E. C* Epithel der Centralhöhle, *H.E* Hodenepithel, *Mes* einwandernde Mesodermzellen.

Fig. 50. Längsschnitt durch die Hodenanlage eines *Enteroxenos* von 40 mm Länge. Obj. A., Oc. 2. Bezeichnungen wie oben. Ausserdem: *Ht* Haut. Die Centralhöhle ist mit + bezeichnet.

Fig. 51. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium wie Fig. 50. Vergr. und Bezeichn. dieselben.

Fig. 52, 53. Längs- und Querschnitte durch die Hodenanlage von Individuen von 50 mm Länge. Vergr. und Bezeichn. wie oben. *H* Hodenblasen.

Fig. 54, 55. Partien aus Fig. 52 stärker vergrössert. Obj. Apochr. 4,0 mm, Oc. 8. Fig. 54 ist von der Seite einer Blase genommen und zeigt das äussere Hodenepithel, das innere Keimepithel und mehrere lockere Zellen, die in reger Theilung begriffen sind. Auf Fig. 55 sieht man einige Zellen, die scheinbar im Begriff sind sich loszulösen. *B* Bindegewebe, *C.E* Epithel der Centralhöhle, *H.E* Hodenepithel, *K.E* Keimepithel, *S.p* Spermazellen.

Tafel 41.

Fig. 56—59. Längsschnitte durch die Hoden eines geschlechtsreifen *Enteroxenos*. Fig. 56 ganz auf der Seite derselben, Fig. 57, 58 der Reihe nach näher der Mitte, und Fig. 59 ungefähr median getroffen. Man bemerke die schrittweise Verschmelzung der Fortsätze *a*, *b* und *c*. Obj. A., Oc. 2. Bezeichn. wie oben.

Fig. 60. Stadien aus der Spermatogenese, bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 54 u. 55, Taf. 40.
